ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

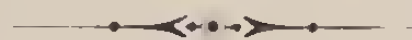
VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



ZWEITER BAND

MIT 38 TAFELN, 118 TEXTFIGUREN, 6 KURVEN
UND ZAHLREICHEN TABELLEN.



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1909

Inhalt des zweiten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben am 13. Oktober 1908

Zweites Heft

Ausgegeben am 8. Dezember 1908

Drittes Heft

Ausgegeben am 30. März 1909

Viertes Heft

Ausgegeben am 11. Mai 1909

Studien über die Gestalt der Zelle.

II. Untersuchungen über das Kopfskelett des tierischen Spermiums.

Von

N. K. Koltzoff
(Moskau).

Hierzu Tafel I—V und 18 Textfiguren.

Im ersten Teil der vorliegenden Arbeit[1]) unterwarf ich den Gedanken einer eingehenden Besprechung, daß eine jede Zelle einen Tropfen flüssigen Protoplasmas repräsentiere, dem ein aus festen Fasern bestehendes Skelett die eine oder andre von der Kugelform abweichende Gestalt verleihen kann, und daß das flüssige Protoplasma selbst ausschließlich ungeordneter, amöboider Bewegungen fähig sei, die nur dank dem Vorhandensein eines festen Zellskeletts in eine geordnete umgewandelt werden können. Seit dem Erscheinen meiner Arbeit haben diese einfachen Annahmen bereits hier und da zur Erklärung verschiedener morphologischer Tatsachen (Schuberg 1906 und R. Goldschmidt, 1907), ebenso wie der äußeren Form und der Bewegungen bei den Protozoa (M. Hartmann, 1907 und andere) gedient. Im Bestreben, der Aufgabe, die ich mir gestellt hatte, nämlich die oben erwähnten Prinzipien zur Erklärung der verschiedenartigen Zellgestalt und der verschiedenen geordneten Bewegungen in Anwendung zu bringen, gerecht zu werden, wandte ich meine Aufmerksamkeit in erster Linie den Spermien, und zwar der Form ihres Kopfes zu. Dieses Objekt bietet eine ganze Reihe von Vorzügen. So ist erstens ihre Form eine beständige und bei der Bewegung unveränderliche,

[1]) Studien über die Gestalt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Decapoden, als Einleitung in das Problem der Zellengestalt. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. 67. 1906. S. 364—571. Taf. XXV—XXIX.

so daß hier die Frage von den sogenannten »kontraktilen« Fasern wegfällt; zweitens ist ihre Form in den verschiedenen Fällen eine höchst verschiedenartige: wir begegnen kugeligen, cylindrischen, schraubenförmigen usw. Spermienköpfen; drittens stellen die Spermien freie Zellen dar, ihre Gestalt wird nicht durch den auf sie von Seiten andrer Zellen ausgeübten Druck beeinflußt, und zugleich sind dieselben der Beobachtung im lebenden Zustande und der Experimentierung mit dem Einflusse äußerer chemischer und physikalisch-chemischer Vorgänge besonders leicht zugänglich; viertens besteht der Hauptbestandteil des Spermienkopfes aus Chromatinsubstanz, welche letztere sich in ihrer Färbbarkeit scharf von den Skelettfasern unterscheidet; dieser letztere Umstand führt zu einer Vereinfachung der Technik.

Einen wesentlichen Vorteil bietet dieses Objekt auch in Bezug auf die Möglichkeit, zu jeder Jahreszeit und an einem beliebigen Ort die Arbeit fortzusetzen, da man bei beständiger großer Reichhaltigkeit des Materials sich stets und überall die einen oder andern reifen Spermien verschaffen kann. So begann ich die vorliegende Arbeit im Sommer 1905 im Gouvernement Poltawa,, wo ich die Spermien der verschiedenen Landformen untersuchte; den größten Teil der weiter unten zur Besprechung gelangenden Seetierspermien studierte ich an der Zoologischen Station zu Sebastopol, wo ich mich im Februar-April 1906 und im Januar 1907 aufhielt. Beendet wurde die Arbeit während meines sechswöchigen Aufenthaltes an der Zoologischen Station von Neapel im Sommer 1907. Ich benutze die Gelegenheit, den Direktionen beider Zoologischen Stationen meinen herzlichen Dank für das mir zuteil gewordene ständige liebenswürdige Entgegenkommen auszusprechen.

Die Hauptresultate meiner Untersuchungen habe ich bereits im Biologischen Centralblatt, Bd. XXVI, 23 veröffentlicht. Doch konnte ich in der vorläufigen Mitteilung natürlich nur ganz wenige von mir untersuchte Formen erwähnen und mußte mich auf eine geringe Anzahl von Abbildungen beschränken. Der Zweck der vorliegenden Arbeit besteht darin, noch weitere Beweise zugunsten meiner Auffassung der Entstehung der Zellgestalt herbeizuschaffen, und ich schildere deshalb hier eine große Anzahl von Objekten und füge eine bedeutende Menge Abbildungen bei. Doch war ich bei der Auswahl sowohl der einen als auch der andern stets bestrebt, Überflüssiges zu vermeiden; beim Studium der so formreichen Spermien begegnete ich natürlich häufig neuen und interessanten Erscheinungen, doch erwähne ich hier nur diejenigen Befunde, die unmittelbar auf

das Problem der Entstehung der Zellform Bezug haben. Ich vermeide deshalb Beschreibungen, die nur als solche, nicht als Erklärungen von Interesse sind. Andrerseits lasse ich mich hier nicht auf vergleichend-morphologische Erklärungen ein und lasse die Frage von den Homologien der zu besprechenden Bildungen gänzlich beiseite: der von mir hier behandelte Stoff hat lediglich eine bio-physikalische Bedeutung.

Eine solche Einschränkung des zu behandelnden Stoffes wirkt auch bestimmend auf meine Stellungnahme zu der reichhaltigen und verstreuten Literatur über die Spermien. Meine Arbeit würde außerordentlich an Umfang zunehmen, wollte ich in bezug auf jedes besprochene Spermium eine Übersicht aller vorhandenen, den Bau und die Entwicklung dieses Spermiums betreffenden Daten anführen, umsomehr als diese Angaben entweder einen rein beschreibenden oder einen vergleichend-morphologischen Charakter tragen.

Meine Arbeit zerfällt in fünf Abschnitte: nachdem ich im ersten die Untersuchungsmethoden dargelegt habe, schildere ich im zweiten das Kopfskelett der typischen tierischen Spermien; im dritten Abschnitt erörtere ich die Frage vom Bau und der chemischen Zusammensetzung des Skeletts, und im vierten und fünften, als Ergänzung dienenden Abschnitt gehe ich näher auf die Besprechung der vom normalen Typus wesentlich abweichenden Spermien gewisser Crustaceen, Turbellarien und Arachnoidea ein.

1. Die Untersuchungsmethoden.

I. Die vorliegende Arbeit basiert auf dem Studium lebender Spermien. Ich hatte von neuem Gelegenheit, mich davon zu überzeugen, daß das Studium lebender Objekte mit starken Vergrößerungen den Ausgangspunkt einer jeden genauen cytologischen Arbeit bilden müsse, da jegliche Fixierung und Färbung eine künstliche Veränderung der Strukturen nach sich zieht. Die Resultate einer jeden Reaktion sind für uns nur bis zu dem Grade von Bedeutung, als wir uns über den Gang derselben klar sind und die zwischen dem Ausgangs- und Endpunkt liegenden Zwischenstadien kennen. Unter solchen Umständen dürfen wir nicht vor den Dimensionen der von uns herbeigeführten Veränderungen zurückscheuen. Eine grobe, doch mehr oder weniger verständliche Reaktion ist für uns häufig von größrer Bedeutung als eine kaum merkliche, uns jedoch unverständliche Veränderung. So ist beim Studium der Eiweißkörper ihre Verbrennung, das Schmelzen mit Alkalien oder das Kochen derselben

in Säuren viel lehrreicher als ihre Denaturierung durch unbedeutende Temperaturveränderungen oder einfach durch Abstehen. Aus diesem Grunde scheue ich auch beim Studium der feinsten Strukturen in den Spermien nicht vor Anwendung solcher Methoden zurück, die wohl vielen Cytologen ihrer Grobheit wegen unzulässig erscheinen würden, und beschreibe ruhig die Resultate der Bearbeitung mit starken Alkalilösungen oder unverdünnten Mineralsäuren; andrerseits erwies sich das Studium von Schnitten durch Spermien, die nach den meistens als die feinsten anerkannten Methoden fixiert waren, als für meine Zwecke wenig geeignet.

Zum Studium der lebenden unveränderten Spermien ist es notwendig, dieselben entweder in der Flüssigkeit, in der sie leben, oder aber in Blut- bzw. Lymphserum des betreffenden Tieres oder endlich in isosmotischen Lösungen zu untersuchen. Die letzteren lassen sich nur schwer vermeiden, da es bei den meisten, besonders bei kleinen, Tieren nicht gelingt, eine genügende Menge von Blut- bzw. Lymphserum zu bekommen. Für die Seewirbellosen und die niederen Seefische leistet das Seewasser als »physiologische« Flüssigkeit vortreffliche Dienste. Dasselbe kann aber auch durch isosmotische Kochsalz-, Salpeter- oder Rohrzuckerlösungen ersetzt werden — die chemische Beschaffenheit des gelösten Stoffes spielt keine wesentliche Rolle. Für Süßwasser- und Landtiere ist man genötigt, die isosmotischen Lösungen auf experimentellem Wege festzustellen, indem man die Lösungen von verschiedener Stärke auf ihren Einfluß hin untersucht und konstatiert, in welchen Lösungen die Spermien am längsten am Leben bleiben, d. h. am längsten ihre Bewegungsfähigkeit und die Fähigkeit, auf die plasmolytische Reaktion zu reagieren, bewahren. Gewöhnlich erweist sich die *NaCl*-Lösung in den Grenzen von 0,5—1 % als physiologisch, wodurch in der Praxis die theoretisch völlig falsche Annahme der $^3/_4$ % Kochsalzlösung als für alle Organismen geeignete »physiologische« Flüssigkeit gerechtfertigt wird. Dies trifft umsomehr zu, als eine geringe Abweichung vom normalen osmotischen Druck der Spermien für gewöhnlich nicht wahrnehmbar ist. Die Lebenszähigkeit gewisser Spermien ist geradezu erstaunlich: so bewahrten die Spermien des Nashornkäfers ihre Bewegungsfähigkeit in vollem Maße in einer 2%igen Trikaliumcitratlösung (ungefähr einer 1 % *NaCl*-Lösung isosmotisch) noch im Laufe einer Woche und gingen wahrscheinlich nur durch die Bakterien, deren sich eine große Menge angesiedelt hatte, zugrunde. In schwächeren Lösungen geht die Bewegungsfähigkeit eher verloren,

doch erwiesen sich viele Spermien in einer 1,5% Lösung noch am siebenten Tage gegen die plasmolytische Reaktion empfindlich, d. h. sie ballten sich bei Übertragung in destilliertes Wasser zu Kügelchen zusammen.

II. Die Veränderung des osmotischen Druckes stellt in vielen Fällen gleichfalls eine Experimentiermethode von größter Wichtigkeit dar. Mit Hilfe dieser Methode kann man sich davon überzeugen, daß das Skelett der Spermien ein innerliches ist: in hypotonischen Lösungen spaltet sich von der Oberfläche eine semipermeable Membran ab, und das Spermium nimmt Kugelgestalt an (vgl. den zweiten Abschnitt). Andrerseits schrumpfen die Spermien in hypertonischen Lösungen merklich zusammen, und die Skelettfasern treten wie die Rippen eines abgemagerten Wirbeltieres hervor. Beide Prozesse lassen sich in ihrer allmählichen Aufeinanderfolge leicht beobachten, wenn man Lösungen von verschiedener Stärke wechselt oder das Wasser langsam unter dem Deckglase verdunsten läßt. Ein sehr allmähliches Aufquellen der Spermien läßt sich beobachten, wenn man dieselben in isosmotische Lösungen von Harnstoff oder Glyzerin bringt, da diese Stoffe nur äußerst langsam die semipermeable Spermienmembran durchdringen; sobald nun innerhalb und außerhalb von letzterer der gleiche Prozentgehalt von Harnstoff bzw. Glyzerin enthalten ist, so erhalten wir dieselben Bedingungen wie bei Einwirkung von destilliertem Wasser, d. h. die Spermien nehmen Kugelgestalt an. Die plasmolytische Reaktion ist gewöhnlich eine reversible, d. h. das Spermium, das seine Form verändert hat, ist imstande bei Eintreten derselben osmotischen Bedingungen seine ursprüngliche Gestalt wiederzugewinnen. Zugleich ist die Reaktion eine intravitale: in nahezu isosmotischen Lösungen bewahren die Spermien ihre Bewegungsfähigkeit, selbst wenn sie dieselbe auch vorher in hypo- oder hypertonischen Lösungen eingebüßt hätten.

III. Eine nicht reversible und erst post mortem eintretende Reaktion stellt die Quellung des Spermiums dar. Wenn nach Absterben unter der Einwirkung des einen oder andern Giftes die das Spermium umhüllende semipermeable Plasmamembran ganz permeabel wird, so hat von diesem Moment an das Wasser mit allen in demselben aufgelösten Stoffen Zutritt ins Innere des Spermiums, und es ist nun die Möglichkeit verschiedener physikalischer und chemischer Reaktionen zwischen den Bestandteilen des Spermiums einerseits und den in dasselbe eingedrungenen Lösungen andrerseits gegeben, was seinerseits eine Vergrößerung des Volumens des Spermiums zur Folge hat.

Da das feste Spermienskelett während dieses Vorganges mitunter aber mehr oder weniger unverändert bleibt, so kann die mit einer Volumenvergrößerung verbundene Formveränderung uns an solchen Stellen Skelettelemente offenbaren, wo sie am lebenden, unveränderten Spermium nicht erkennbar sind. Die Abtötung der semipermeablen Membran wird durch Einwirkung schwacher Säuren oder Alkalien, überhaupt der meisten Fixierungsflüssigkeiten erzielt, wenn die benutzte Lösung nur ausreichend schwach ist: in starken Lösungen von Stoffen, die das Eiweiß zum Gerinnen bringen, findet statt der Quellung eine Fixierung statt, d. h. die Eiweißkörper gerinnen und bilden ein künstliches, zusammenhängendes, die Quellung verhinderndes Skelett.

Als äußerst geeignetes Mittel, die Quellung der Spermien hervorzurufen, erscheint die Anwendung starker Teerfarbenlösungen, so z. B. die Biondi-Triacidlösung (Methylgrün, Orange, Rubin, genau nach Vorschrift von Meves in der Encyclopädie der mikr. Technik hergestellt). Zur Erzielung einer größeren Intensität ist es zu empfehlen, die Farbe mit sehr schwacher Essigsäure ein wenig anzusäuern. Wenn man zu den lebenden Spermien etwas angesäuerte schwache Biondische Lösung unter das Deckgläschen hinzusetzt, so findet die Färbung vor den Augen des Beobachters statt, wobei sich der Kern grün, das Perforatorium, der Hals und der Schwanz rot tingiert. Das Kopfskelett färbt sich entweder gar nicht oder doch nur sehr unbedeutend, da der Kopf nicht aufquillt. Setzen wir aber zu den so tingierten (oder zu den noch lebenden ungefärbten) Spermien einen Tropfen starker Biondischer Lösung unter das Deckglas hinzu, so tritt eine bedeutende Quellung des Kopfes ein: das Chromatin saugt die Farbe gierig auf, absorbiert dieselbe und nimmt nun schon nicht mehr eine intensiv grüne, sondern eine schmutzige Farbe an. Die bei der Manipulation auseinandergedrängten, intensiv roten Skelettfasern sind nun deutlich sichtbar. Die Reaktion verläuft mehr oder weniger allmählich vor den Augen des Beobachters. Das Auswaschen in reinem Wasser stellt die ursprüngliche Gestalt nicht wieder her.

IV. Sehr lehrreiche Resultate ergibt in manchen Fällen die Behandlung der Spermien mit starken Alkalilösungen und unverdünnten mineralischen Säuren. Der Zweck dieser Methode ist die Auflösung der einen oder andern Bestandteile der Zelle, wobei die Skelettfasern unaufgelöst bleiben. Gewöhnlich bringe ich unter das Deckglas, unter dem sich die Spermien befinden, abwechselnd Alkali, Wasser, dann Säure, Wasser, Alkali usw. und lasse das Reagenz mehr oder weniger lange — bis 24 Stunden — einwirken. Für gewöhnlich gelingt es,

die Veränderungen an ein und demselben Spermium zu verfolgen, ohne dasselbe aus den Augen zu verlieren. Wird die Bearbeitung mit Säuren und Alkalien in Masse, nicht unter dem Mikroskop vorgenommen, so erhält man meist ein für die mikroskopische Untersuchung wenig geeignetes Material, da die auf diese Weise isolierten Zellskelette äußerst brüchig sind und oft gelingt es nur mechanisch stark verunstaltete Teile auf den Objektträger zu übertragen.

V. Da beim Einschluß der Präparate in Kanadabalsam viele Details verloren gehen, so war ich genötigt, dieselben ausschließlich in Wasser zu studieren, was mich im übrigen nicht verhinderte, dieselben aufzubewahren. Zu diesem Zweck trocknete ich die Spermien auf Deckgläschen, was meistens ohne jegliche bedeutende Deformation gelingt, besonders wenn man vorher Osmiumsäuredämpfe auf die Spermien einwirken läßt. Die getrockneten Deckgläser lassen sich unverändert lange Zeit aufbewahren und sind stets zur Weiterbehandlung benutzbar. Sie eignen sich zur Färbung nicht weniger gut, als frisch hergestellte Präparate und quellen, wie diese, in starker Biondischer Lösung. Häufig büßen jedoch die in Osmiumsäuredämpfen fixierten Spermien ihr Quellungsvermögen ein, da sie, wahrscheinlich durch Ausfallen eines zusammenhängenden künstlichen Skeletts, mehr oder weniger fest fixiert sind.

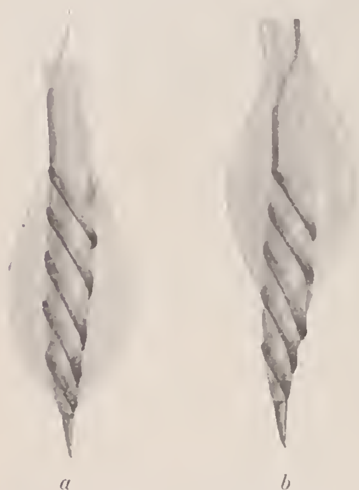
VI. Sämtliche Abbildungen der Taf. I—IV sind mit dem Zeichenapparat nach mit Biondischer Lösung gefärbten Präparaten entworfen. Um die Anzahl der Farben bei der Ausführung der Tafeln nicht zu vergrößern, ist die rote und grüne Farbe überall als gleich angegeben, obwohl die grüne Färbung an den gequollenen Spermien viel weniger intensiv ist. Auf der Tafel V sind lebende Spermien und deren Entwicklungsstadien dargestellt. Die Textfiguren geben meistens gleichfalls das Präparat genau wieder und sind ebenfalls mit Hilfe des Zeichenapparats entworfen; nur zum Teil habe ich einige derselben mehr oder weniger schematisieren müssen, was teilweise durch die Notwendigkeit bedingt wird, die einzelnen Details durch intensivere Schatten hervorzuheben.

2. Die semipermeable Membran des Spermiums.

Der Kopf des Spermiums wird von einer semipermeablen Membran, welche kontinuierlich auch auf den Hals und den Schwanz übergeht, umhüllt. Diese Membran zeichnet sich durch eine so große Feinheit aus, daß es nicht gelingt, sich an fixierten und gefärbten Präparaten auch nur einigermaßen deutlich von ihrem Vorhanden-

sein zu überzeugen. Doch tritt dieselbe bei der Plasmolyse um so klarer zutage. Bringen wir das Spermium in eine hypotonische Lösung, so dringt das Wasser unter die Membran und bläht dieselbe wie eine Blase auf. In Fig. 1 sind zwei Spermien von *Helix nemoralis*, bei denen eine solche Aufblähung stattgefunden hat, wiedergegeben. Der Chromatinteil des Kopfes wird bei der Schnecke von drei, auch am lebenden Objekt erkennbaren elastischen Spiralfasern umwunden. Dieselben verleihen der Chromatinmasse eine cylindrische Gestalt, und von außen schmiegt sich ihnen unter normalen Bedingungen die semipermeable Membran dicht an. Unter der Einwirkung der hypotonischen Lösung hat sich die semipermeable Membran von den Skelettfasern abgehoben und zu einer Blase aufgebläht, so daß zwischen derselben und dem Chromatin eine Vacuole entstanden ist. Ein merkliches Anquellen der Chromatinmasse lässt sich dabei nicht beobachten: entweder ist dieselbe selbst nicht semipermeabel und gibt den Überschuß an Salzen frei an die umgebende Vacuole ab, oder aber müssen wir, wenn wir voraussetzen, daß das Chromatin ein selbständiges osmotisches System repräsentiert, annehmen, daß der innere Turgor des Kerns nicht genügt, um den Widerstand der elastischen Skelettfasern zu überwinden und ein Quellen des Chromatins zu veranlassen. Die Fig. 1*b* dient zur Veranschaulichung noch einer anderen Tatsache, und zwar des kontinuierlichen Überganges der semipermeablen Membran vom Kopf auf den Schwanz. Bei Erhöhung des osmotischen Druckes im umgebenden Medium schmiegt sich die Membran von neuem dem Skelett an, und die Vacuole verschwindet.

Fig. 1.

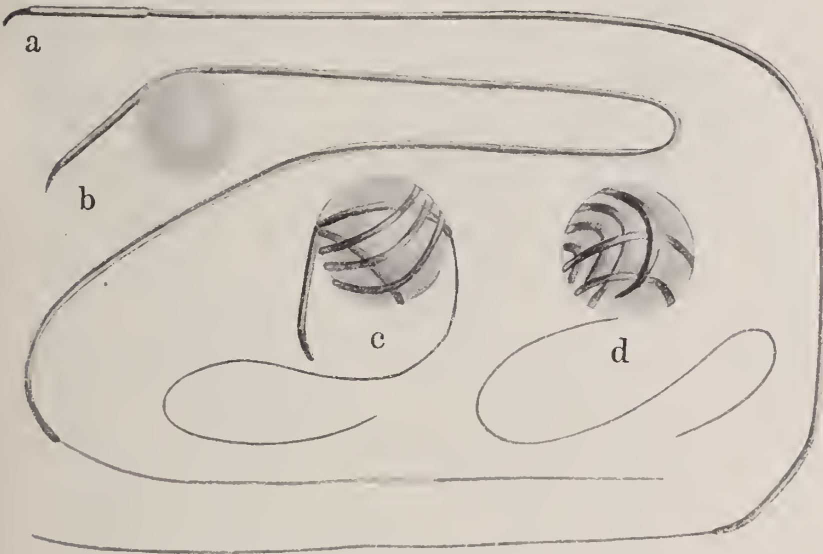


Zwei Spermien von *Helix nemoralis* in hypotonischen Lösungen. Vergr. c. 3500 mal.

Fig. 2*a-d* stellt vier aufeinanderfolgende Stadien der Plasmolyse bei Spermien von *Gryllotalpa* dar. In isotonischer Lösung (*a*) tritt uns das Spermium als langer Faden entgegen, an dessen Vorderende der Kopf nur in Form einer unbedeutenden, in ein Perforatorium auslaufenden Verdickung erscheint. Der Endabschnitt des Schwanzes

stellt ein völlig gerades, feines Filum terminale dar. Mit der Fig. 2*b* wird die Plasmolyse in hypotonisehen Lösungen eingeleitet. Das unter die semipermeable Membran eingedrungene Wasser hat die Bildung einer blasenförmigen Vaeuole in der Halsgegend veranlaßt. Bei ihrem Anwaehsen kann diese Vacuole entweder platzen oder ein Ablösen der semipermeablen Membran vom Schwanz oder Kopf hervorrufen. Ein Ablösen verhindert jedoch die Elastizität des festen Skeletts, und das Resultat hängt davon ab, welche der beiden ein-

Fig. 2.



Vier Stadien der Plasmolyse des Spermiums von *Gryllotalpa*. Vergr. c. 1500 mal.

ander entgegenwirkenden Kräfte, die Elastizität des Skeletts oder die Festigkeit der Membran, die Überhand gewinnt. Gibt das Skelett naeh, so rollt es sieh innerhalb der aufgeblähten Membran in Reifen zusammen. Auf der Fig. 2*c* kann man erkennen, wie die semipermeable Membran sieh vom größten Teil des Schwanzes abgehoben hat, so daß nur der Kopf und das Filum terminale frei hervorragen. Auf Fig. 2*d* hat sieh auch der Kopf herangezogen, und dessen semipermeable Membran nimmt nun an der Bildung der Vaeuolenwandung Anteil. Nur das Filum terminale widerstrebt bis zu Ende einem Zusammenrollen und bleibt als gerader, unbeweglicher Faden bestehen; auf Fig. 2*c* u. *d* ist dieser Faden nur zur Raumersparnis zusammengefaltet dargestellt. Möglicherweise fehlt diesem Faden die semi-

permeable Membran gänzlich, vielleicht aber wird er nur dank seiner außerordentlichen Elastizität nicht in die Vacuole miteingezogen.

Auf Fig. 3 sehen wir ein *Triton*-Spermium in destilliertem Wasser abgebildet: der größte Teil des Schwanzes hat sich innerhalb der großen kugelig aufgeblasenen Vacuole in mehreren Windungen zu einem Ringe zusammengerollt. Aus der Vacuole ragt nur das Filum terminale und der vordere Teil hervor. An diesem letzteren bemerkt man noch eine selbständige, durch Aufblähung der semipermeablen Membran in der Halsgegend und am Anfang des Kopfes entstandene Vacuole. In diesem Falle ist der Umstand von besonderem Interesse, daß die undulierende Membran des Schwanzes noch innerhalb der Vacuole ihre energischen Bewegungen fortsetzt. Hieraus können wir folgern, daß die semipermeable Membran des Schwan-

Fig. 3.

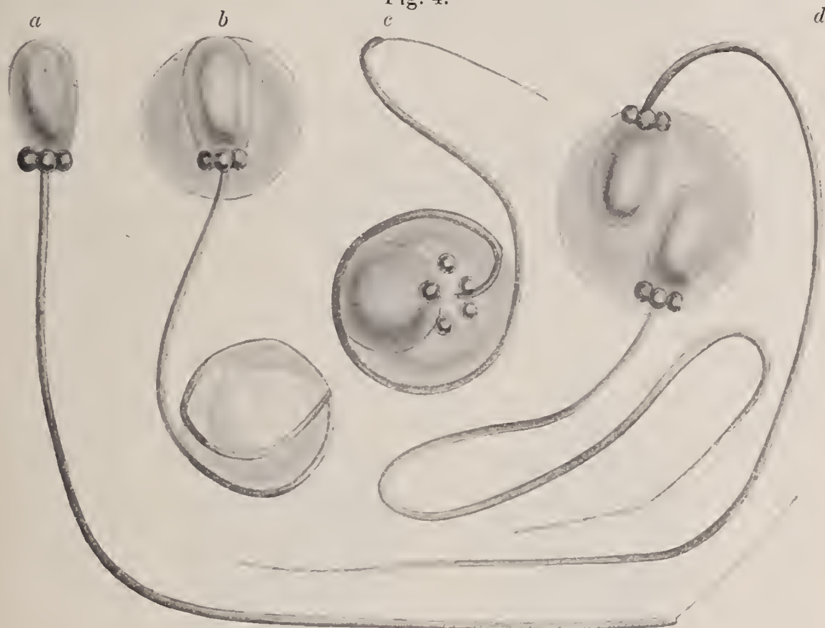


Ein Spermium von *Molge cristata* in destilliertem Wasser.[1] Vergr. c. 1500 mal.

zes keinerlei Anteil an der Bewegung desselben nimmt. Bei Erhöhung des osmotischen Druckes rollt sich das Spermium wieder auseinander.

Fig. 4 stellt die Plasmolyse von *Anodonta*-Spermien dar. Auf *a* ist das Spermium unter normalen Bedingungen mit abgeflachtem ovalem Kopf, mehreren Schwanzkügelchen und einem Filum terminale wiedergegeben. Auf *b* sind bereits zwei Vacuolen am Kopf und am Schwanz entstanden; in letzterer Vacuole hat sich auch der Endfaden zu-

Fig. 4.

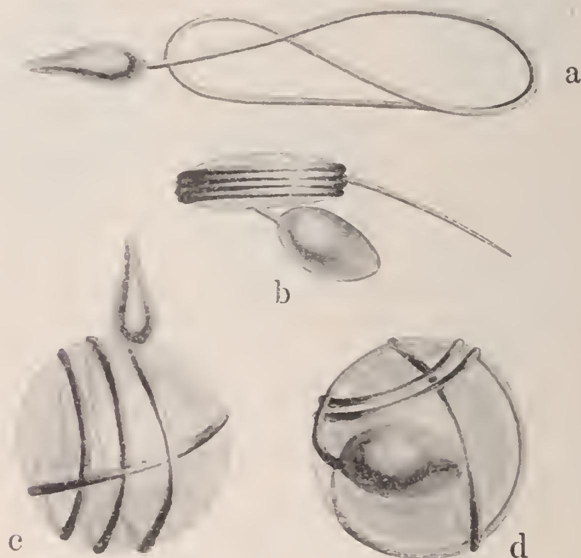


Die Plasmolyse des *Anodonta*-Spermiums. Vergr. c. 4000 mal.

sammengewunden, der hier augenscheinlich von einer semipermeablen Membran umhüllt wird. Auf *c* bemerkt man nur eine größere Vacuole, die nur die vordere Hälfte des Spermiums einnimmt. Hier ist der Umstand beachtenswert, daß auch der Kern selbst Kugelform angenommen hat: augenscheinlich stellt derselbe hier ein selbständiges osmotisches System vor, dessen innerer Turgor den Widerstand des elastischen Skeletts überwunden hat. Für die andre mögliche Annahme, daß nämlich das Skelett des Kerns hier aus irgend welchen Ursachen zerstört ist und die Chromatinflüssigkeit die Gestalt eines kugeligen Tropfens angenommen hat, liegt kein genügender Grund vor, da sich keinerlei Ursachen, die eine solche Zerstörung des Skeletts hätten herbeiführen können, nachweisen lassen. Wir könnten die Frage

exakt lösen, indem wir einfach den osmotischen Druck im umgebenden Medium erhöhen. Ist das Kopfskelett in diesem Falle intakt geblieben, so wird der Kopf des sich von neuem auseinanderwindenden Spermiums seine frühere ovale Gestalt wiedergewinnen. Dies Kontrollexperiment habe ich jedoch nicht ausgeführt. — Die Abbildung 4*d* stellt zwei Spermien dar, die vor meinen Augen mit ihren Vacuolen zusammenstießen, welche letzteren sogleich wie zwei Seifenblasen zusammenflossen. Diese Tatsache beweist noch überzeugender, daß die semipermeable Membran selbst keine feste Form hat.

Fig. 5.



Die Plasmolyse des menschlichen Spermiums. Vergr. c. 3500 mal.

Auf Fig. 5*a-d* können wir die verschiedenen Stadien der Plasmolyse menschlicher Spermien, die im Laufe von 24 Stunden in $^1/_3$ normaler Harnstofflösung gelegen haben, verfolgen. Die Membran der verschiedenen Spermien ist augenscheinlich in bezug auf den Harnstoff verschieden permeabel. Auf *a* hat sich dieselbe noch gar nicht aufgebläht (das Spermium ist auf der Abbildung nur zur Raumersparnis gebogen dargestellt). Bei *b* hat sich die Vacuole in Form einer bikonvexen Linse, aus welcher der Kopf und das Filum terminale hervorragt, aufgeblasen. Bei *c* ist die Vacuole noch größer geworden, der Kopf ragt jedoch immer noch frei hervor, und seine semipermeable Membran hat sich immer noch nicht abgehoben. Bei

d endlich nimmt auch der Kopf an der Bildung der Vacuole Anteil, und die ganze semipermeable Membran des Spermiums bildet nun eine zusammenhängende, regelmäßig kugelförmige Vacuole.

Schon die Verschiedenartigkeit der von mir gewählten Objekte kann den Leser davon überzeugen, daß ich hier eben nur einzelne Beispiele, die eine Erscheinung von allgemeiner Bedeutung illustrieren, anführe. Sämtliche von mir untersuchte Spermien weisen bei Verminderung des osmotischen Druckes in größerem oder geringerem Maße plasmolytische Erscheinungen auf, mit anderen Worten, sie werden alle von einer semipermeablen Membran umhüllt. In der größten Mehrzahl der Fälle nehmen die Spermien in destilliertem Wasser sofort, in isosmotischen Harnstoff- oder Glyzerinlösungen nach Verlauf einer gewissen Zeit die Gestalt einer Kugel an, deren Oberfläche von der semipermeablen Membran gebildet wird, und in deren Innerem sich der Kopf, der Hals und der Schwanz zusammengewunden haben. Häufig verhindert jedoch die Elastizität des Skeletts das Spermium, sich bis zu einem solchen Grade zusammenzuziehen, und in solchen Fällen kann die semipermeable Membran platzen. Ist dies nicht der Fall, so sinkt bei einer Erhöhung des osmotischen Druckes der innere Turgor, die Vacuole schwindet nach und nach, das Spermium rollt sich wieder auseinander und die semipermeable Membran umspannt dasselbe von neuem und wird unsichtbar: kurz, die Reaktion ist durchaus reversibel! Das Spermium, das seine Bewegungsfähigkeit eingebüßt hat, kann dieselbe wiedergewinnen. Doch kann auch der Fall eintreten, daß, wenn das Spermium Kugelform annimmt, das Skelett desselben über die Grenzen der Elastizität hinaus deformiert wird. In diesem letzteren Falle stellt das Spermium bei Wiederkehr der normalen osmotischen Bedingungen seine frühere Gestalt nicht wieder her.

Ich bezeichne den soeben geschilderten Vorgang als Plasmolyse, da hier in der Tat ein Ablösen der Protoplasmahaut stattfindet. Es könnte scheinen, als bestände zwischen diesem Prozeß und der gewöhnlichen Plasmolyse in Pflanzenzellen ein tiefgehender Unterschied: hier findet die Plasmolyse in hypertonischen, dort in hypotonischen Lösungen statt. Doch findet ja auch die Abspaltung in entgegengesetzter Richtung statt: in den Pflanzenzellen innerhalb der Skelettmembran, bei den Spermien außerhalb des Skeletts, denn im ersteren Falle ist das Skelett ein äußeres, während wir es in letzterem mit einem inneren zu tun haben, so daß es zur Abspaltung des Protoplasmas zweier verschiedner Momente ein und desselben Prozesses

benötigt. Daß wir es wirklich mit demselben Vorgang zu tun haben, zeigt auch die folgende Erwägung: setzen wir voraus, daß z. B. im *Helix*-Spermium (Textfig. 1) die Skelettfasern des Kopfes absolut fest und nicht imstande sind, ihre Form zu verändern, und daß wir dieses Spermium in eine Lösung von sehr hohem osmotischem Druck übertragen haben. Dieselbe wird der Chromatinmasse natürlich das Wasser entziehen, und diese wird bestrebt sein, sich zusammenzuziehen. Sind die Skelettfäden wirklich unbeweglich, so wird sich das von einer semipermeablen Membran umgebene Chromatin von den Skelettfasern ablösen und sich innerhalb derselben zu einer Kugel zusammenballen — genau die Erscheinung, die wir bei der gewöhnlichen Plasmolyse in Pflanzenzellen vor sich gehen sehen. Bei den Schneckenspermien tritt dies selbst in den stärksten Lösungen nicht ein, da der Kopf bei einer Steigerung des osmotischen Druckes sich zwar zusammenzieht, die Skelettspiralen aber nachgeben und nur als Rippen hervortreten.

Die Plasmolyse ist eine intravitale Reaktion: sobald der Tod des Spermiums eintritt, büßt die oberflächliche Plasmahaut ihre Semipermeabilität ein und hypotonische Lösungen sind bereits nicht mehr imstande, ein Kugeligwerden des Spermiums zu bewirken, so daß letzteres, dank der Elastizität seines Skeletts, sich nach dem Absterben der Membran wieder ausstreckt. So haben wir denn ein sicheres Mittel, den Moment des Todes des Spermiums zu bestimmen, in Händen. Die Unbeweglichkeit des Spermiums weist noch keineswegs auf den Tod desselben hin, büßt es doch in hypertonischen Lösungen meistens seine Bewegungsfähigkeit ein. Doch ist dies nur eine vorübergehende Erscheinung, und eine Änderung des osmotischen Druckes genügt, um dem Spermium seine Beweglichkeit wiederzugeben. Häufig erkannte ich an den plasmolytischen Erscheinungen noch Leben in solchen Spermien, die mir ihrer Bewegungslosigkeit wegen völlig tot geschienen hatten, und ich kann deshalb die Anwendung dieser Methode bei solchen Untersuchungen, bei denen es von Bedeutung ist, den Moment des Todes des Spermiums genau zu bestimmen, nicht warm genug empfehlen.

3. Das Kopfskelett des typischen flagellatenförmigen Spermiums.

Der Kopf des Spermiums setzt sich, wie bekannt, aus zwei Abschnitten, dem Spieß und dem Hauptstück, welches letztere auch als Kernstück angesprochen werden kann, zusammen. Im lebenden Spermium bilden beide Stücke meist ein untrennbares Ganzes, und

die Grenze zwischen beiden ist häufig nicht wahrnehmbar. Bei der Biondifärbung grenzt sich jedoch der rote Spieß scharf vom grünen Kernstück ab. Bei der Erklärung der Form des Spermienkopfes gehe ich von der Voraussetzung aus, daß das Chromatin sich hier in einem flüssigen Aggregatzustand befindet, und daß wir es, wenn nicht mit Chromosol, so doch jedenfalls mit Chromogel mit vorwiegend Flüssigkeitsmerkmalen zu tun haben. Ich nehme an, daß das sich selbst überlassene, d. h. nicht von einem festen Skelett umspannte Chromatin die Gestalt eines kugeligen Tropfens annehmen würde. Doch wird dasselbe eben durch ein festes Skelett zusammengehalten, welches, dank seiner Elastizität, den Tropfen die eine oder andre bestimmte Gestalt anzunehmen zwingen kann. Nimmt nun das Volumen des Chromatintropfens bei der Plasmolyse oder der Qellung durch Aufsaugen des Wassers zu, so sucht derselbe das elastische Skelett auszudehnen, und der ganze Kopf nimmt eine Gestalt an, die zwischen der kugelförmigen und der durch den natürlichen Zustand des festen Skeletts bedingten die Mitte einhält. Ein Aufblasen des Kerns findet, wie oben bereits erwähnt, bei der Plasmolyse nur in seltenen Fällen statt (vgl. Textfig. 4*c*), bedeutend häufiger dagegen bei der Quellung. Weiter unten wird eine ganze Reihe von solchen Fällen zur Sprache kommen, in denen das aufquellende Chromatin Kugelgestalt anzunehmen strebt, was meiner Ansicht nach auf den vorwiegend flüssigen Aggregatzustand desselben hinweist. Außerdem offenbart das aufquellende Chromatin nicht selten eine deutliche Wabenstruktur, wobei die kleinen Waben eine typische, durch den Druck der Nachbarwaben bedingte polygonale Gestalt zeigen, während die größeren häufig das Aussehen kugeliger Vacuolen haben (*Parapodopsis cornuta*, Taf. 3, Fig. 22*b*, *c*, *d*, *n*. *Gallus domesticus*, Taf. 4, Fig. 31*c*). Da keinerlei feste Bestandteile der Bildung dieser Vacuolen entgegenwirken, sehe ich darin einen neuen Beweis dessen, daß sich das Chromatin in einem flüssigen Aggregatzustande befindet.

Wenn wir uns nach dem Skelett, welches den Chromatintropfen eine bestimmte Gestalt annehmen läßt, umsehen, so müssen wir vor allen Dingen zuerst den Gedanken an die Möglichkeit fallen lassen, daß die äußere semipermeable Membran die Rolle eines solchen übernimmt, da letztere selbst keine bestimmte Form besitzt und ihre Abspaltung meist keine Formveränderung des Kopfes nach sich zieht. Andrerseits liegt keinerlei Grund für die Annahme vor, daß die Oberflächenschicht des Chromatins zu einer festen Rinde umgewandelt wäre, die den flüssigen Tropfen umhüllt; überhaupt liegen keinerlei

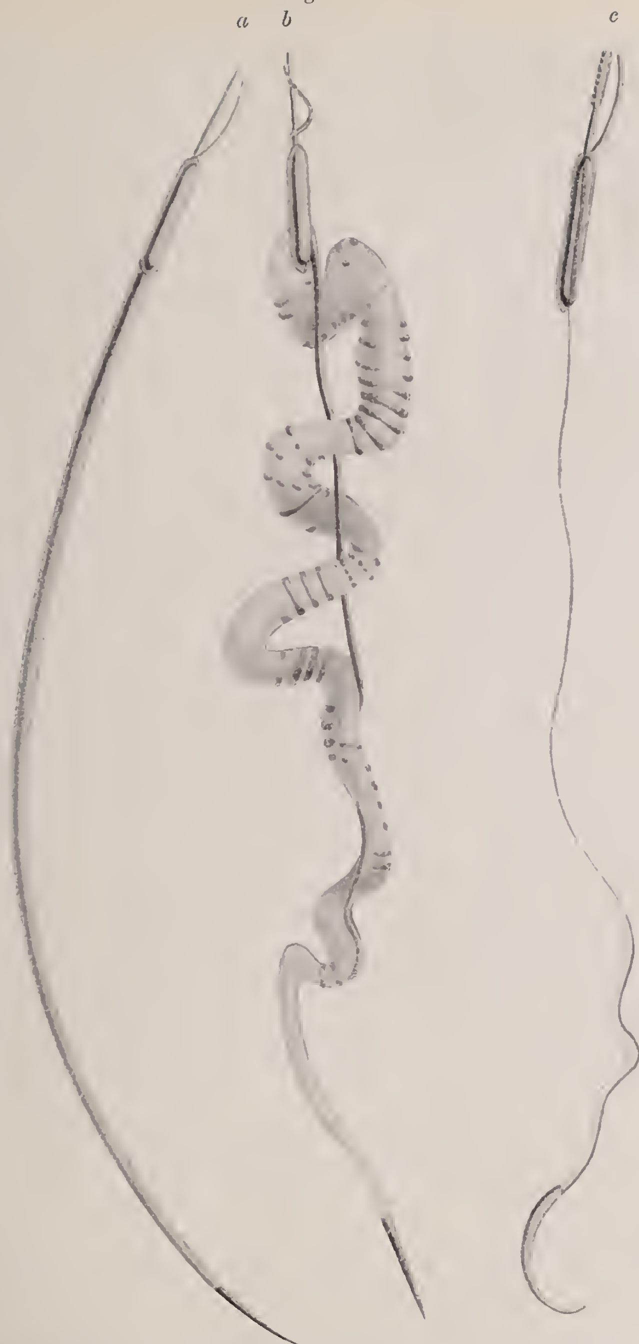
Daten vor, die uns dazu berechtigten von einem Chromatinskelett zu sprechen. Doch konnte ich ausnahmslos bei allen von mir untersuchten Spermien zwischen dem Chromatin und der semipermeablen Plasmahaut aus ganz eigenartiger Substanz bestehende Fasern, die sich nach Färbung in Biondilösung intensiv rot vom grünen Kern abhoben, entdecken. Weiter unten sind diese Fasern für die verschiedenartigen Formen des Spermienkopfes genauer beschrieben und die Beweise dafür besprochen, daß wir es hier mit die Gestalt des Kopfes bestimmenden Skelettfasern zu tun haben.

Ihrer Gestalt nach teilen sich die Spermienköpfe in zwei Hauptgruppen ein: 1. in längliche und 2. in kurze, deren Länge ihrer Breite annähernd gleich ist. Die länglichen Köpfe können ihrerseits entweder gerade oder schraubenförmig gewunden sein; sehr verbreitet ist auch eine Übergangsform, schwach gebogene Köpfe, deren Spiralumdrehung weniger als eine Schraubenwindung ausmacht. Möglicherweise existieren überhaupt keine ganz geraden Köpfe, und sind dieselben sämtlich in stärkerem oder geringerem Grade spiralig gewunden.

Dem Typus eines schwach gebogenen Spermiums begegnen wir beim *Axolotl*. Dem Samenleiter des Männchens entnehmen wir die auf Textfig. 6*a* zur Darstellung gebrachten, sich schnell vorwärtsbewegenden Spermien. Der Kopf stellt einen sichelförmig gebogenen langen Kegel dar, dessen Basis die Fortsetzung des Halses bildet, während das Vorderende vom Spieß gebildet wird. Die Chromatinmasse wird hier durch zwei elastische Fasern zusammengehalten, die ich als 1. Längsfaden und 2. Spiralfaden bezeichne. Letzterer zeichnet sich durch zahlreiche, einander dicht genäherte Spiralwindungen aus: beim lebenden Spermium berühren sich die Windungen aller Wahrscheinlichkeit nach fast vollständig und bilden so einen hohlen Cylinder oder, richtiger, einen Kegel, der durch Chromosol ausgefüllt wird. Dieser Spiralfaden würde natürlich genügen, um die kegelförmige Gestalt des Kopfes zu bestimmen. Doch wäre erstens in diesem Falle die Länge des Kopfes Schwankungen unterworfen: bei einem Auseinandertreten der Spiralwindungen würde sich der Kopf gleich um ein bedeutendes verlängern, und es würde einer sehr hohen Elastizität[1] der Spirale benötigen, um eine solche Deformation zu

[1] Ich mache nochmals darauf aufmerksam, daß ich ebenso wie in den vorhergehenden Arbeiten beim Ausdruck »Elastizität« einen physikalischen Begriff, die Widerstrebung einer Deformation, im Auge habe und mich seiner nicht im üblichen Sinne an Stelle von »Dehnbarkeit« bediene.

Fig. 6.



Spermien von *Siredon*: *a*, lebend, unverändert; *b*, in starker Biondi-Lösung gequollen, *c*, mit 35%iger KOH-Lösnng und konzentr. H_2SO_4 behandelt. Vergr. c. 1500 mal.

verhindern. Andrerseits kann das Vorhandensein des Spiralfadens nicht als Erklärung der Biegung des Spermiums angesehen werden. Diese beiden Funktionen, d. h. die Fixierung der beständigen Länge des Kopfes einerseits und der Krümmung andrerseits übernimmt die zweite Skelettfaser — der Längsfaden. Auf der Textfig. 6*b* ist ein in starker Biondilösung aufgequollenes *Axolotl*-Spermium dargestellt. Infolge der Quellung des Chromatins sind die Windungen des Spiralfadens auseinandergetreten, und der ganze vom Spiralfaden umwundene Chromatinkegel hat sich bedeutend in die Länge ausgedehnt, vom Längsfaden, der seine ursprüngliche Länge beibehalten hat, losgelöst und sich um den letzteren, wie um eine Achse, in mehreren Windungen herumgeschlungen. Die Funktion beider Fasern tritt hier besonders deutlich zutage. Auf der Textfig. 6*c* ist ein isolierter Längsfaden dargestellt, nachdem erst die Chromatinmasse und dann auch der Spiralfaden durch abwechselnde Behandlung mit KOH-Lösung, Wasser und H_2SO_4 conc. aufgelöst worden sind. Einen kleinen Teil des nach Biondi gefärbten Spermienkopfes sehen wir auf Taf. 4, Fig. 27. Die Windungen des Spiralfadens sind sehr dicht. Durch die engen, wahrscheinlich erst post mortem entstandenen Spalten zwischen denselben schimmert das Chromatin hindurch; die intensivere Färbung der Spirale an den Seiten wird dadurch bedingt, daß die Faser hier nicht flachliegend, sondern an der Biegung sichtbar ist. Die Spiralwindungen schräg kreuzend, verläuft der Längsfaden.

Um es dem Leser zu erleichtern, eine Vorstellung des Färbungsmodus der Skelettfäden bei unbedeutender Quellung zu gewinnen, verweise ich auf Fig. 26, Taf. IV, auf welcher ein in schwacher Biondilösung tingiertes *Triton*-Spermium dargestellt ist. Man erkennt nur den Spiralfaden, und auch von diesem nur einzelne Abschnitte am aufgequollenen Teil des Kopfes. Stellenweise sind die Spiralwindungen einander so dicht genähert, daß sie zu einem zusammenhängenden Cylinder zusammenfließen; an andern Stellen sind sie dagegen deutlich von einander getrennt oder zerfallen in einzelne Körnchen. Wo gar keine Quellung stattgefunden hat, treten die Windungen des Spiralfadens entweder gar nicht zutage oder sind nur schwach angedeutet.

Derselben Struktur wie bei den *Axolotl*-Spermien begegnen wir auch bei denen des Regenwurmes Taf. 1, Fig. *a*-*d*. Der Kopf bildet hier beinahe eine volle Schraubenwindung und bewahrt diese Gestalt auch auf in Osmiumsäuredämpfen fixierten und durch schwache Biondilösung gefärbten Präparaten (Fig. 1*a*). Von dem feinen Chro-

matincylinder heben sich nur hier und da an den Seiten rot gefärbte Linien oder Punktreihenspuren des Spiralfadens ab. Auf Fig. 1*b* ist der Kopf in starker Biondilösung aufgequollen und der Spiralfaden ist nun beinahe in seiner ganzen Länge erkennbar. Auf Fig. 1*c* ist bereits ein teilweiser Zerfall des Spiralfadens in Körnchen zu bemerken. Der durch den Spiralfaden nun nicht mehr zusammengehaltene Chromatincylinder verwandelt sich jetzt augenscheinlich nur deshalb nicht in eine Kugel, weil das Chromatin bei der Fixierung erhärtet ist. Auch der Längsfaden ist hier deutlich sichtbar; durch seine Biegung wird augenscheinlich die Biegung des lebenden Spermienkopfes bedingt. Auf Fig. 1*d* endlich tritt dieselbe Erscheinung, die wir beim *Axolotl* beobachten konnten, auf: der Längsfaden hat sich vom verlängerten, stark aufgequollenen Chromatincylinder, der die Windungen des ihn umgebenden Spiralfadens auseinandergeschoben hat, losgelöst.

Auf Fig. 2*a-f*, Taf. I sind die mehr oder weniger gequollenen Spermien einer Meduse — *Aurelia aurita* — zur Darstellung gebracht. Die Fig. 2*a* stellt das noch am wenigsten deformierte Spermium dar. Die rosa Umgrenzung am Kopf ist entweder die semipermeable Membran oder der nur schwach tingierte Kegel des Spiralfadens. Auf den übrigen Abbildungen ist der Längsfaden deutlich sichtbar, während vom Spiralfaden nur hier und da (Fig. 2*d* u. 2*e*) ganz blaß gefärbte Körnchen erhalten geblieben sind. Der Chromatintropfen quillt immer mehr auf und nimmt zuletzt Kugelform an (2*e*), was nur dank der Auflösung des Spiralfadens möglich wird. Bemerkenswert ist, daß der Widerstand, den der erhalten bleibende Längsfaden einer solchen Formveränderung entgegensetzt, hier auf zweierlei Weise überwunden wird: entweder rollt sich der Längsfaden an der Oberfläche des kugeligen Chromatintropfens zusammen (2*c* u. 2*d*), oder aber der Tropfen selbst gleitet dem Längsfaden entlang zur Kopfbasis und zum Halse hin (2*c* u. 2*f*).

Bei der Ameise (Taf. I, Fig. 3*a-h*) hat der Kopf des Spermiums ein schwach gebogenes Aussehen. Wir finden hier dieselben zwei Skelettfäden wieder, und bleiben dieselben, wie in den vorhergehenden Fällen, nicht immer beide gleichzeitig erhalten. Der Längs- und Spiralfaden sind an ein und demselben Spermium nur auf Fig. 3*c* u. 3*f* zu erkennen; auf Fig. 3*e* hebt sich nur der Spiralfaden von dem gequollenen, der Längsfaden von dem schlank bleibenden Teil des Spermiums ab; auf Fig. 3*d* läßt sich nur der Spiralfaden erkennen, während man von Fig. 3*g* u. 3*h* nicht mit Bestimmtheit

sagen kann, ob der gewundene rote Faden hier den zusammengerollten Längsfaden oder den auseinandergerollten Spiralfaden repräsentiert. Da der Längsfaden, wie Fig. 3*f* beweist, häufig die Tendenz zeigt, sich zusammenzurollen, so bin ich geneigt zu glauben, daß wir es auch auf den beiden letzten Abbildungen mit diesem Faden zu tun haben. Daß auch bei einer Quellung des Kopfes die Fäden zufälliger Weise ungefärbt bleiben können, ist aus Fig. 3*b* ersichtlich.

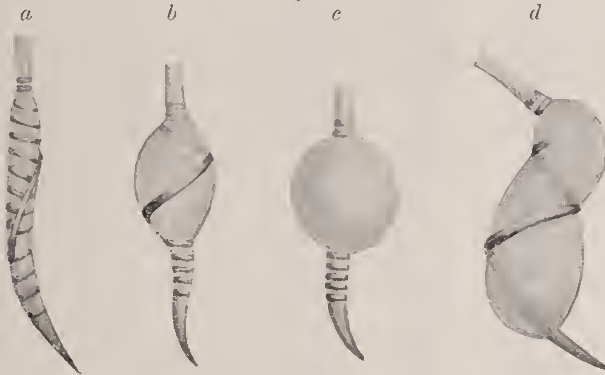
Bis jetzt habe ich den Spiralfaden als einen ununterbrochenen Faden mit dicht gedrängten Windungen geschildert, doch ist in einigen der beschriebenen Fälle auch das Vorhandensein von zwei oder mehr ineinandergreifenden Spiralen möglich. Bisweilen läßt sich eine solche abwechselnde Lagerung der Spiralen leicht nachweisen, so z. B. bei der Schnecke, bei deren Spermien der Kopf von drei Spiralfäden, neben denen noch ein Längsfaden vorhanden ist, umwunden wird, was nicht nur an gefärbten und aufgequollenen Köpfen (Taf. II, Fig. 11*a* u. *b*), sondern auch an lebenden Spermien (Textfig. 1) zu erkennen ist.

Da es nicht in allen Fällen, wo das Vorhandensein zweier Skelettfäden keinem Zweifel unterliegt, glücken will, dieselben gleichzeitig durch die Färbung zu differenzieren, so kann man auch den negativen Befunden kein allzu großes Gewicht beilegen. So gelang es bei *Trochus* (Taf. II, Fig. 10*a-d*) z. B. nur das Vorhandensein eines zudem noch recht unbeständigen, leicht in Tropfen sich auflösenden Spiralfadens (10*c*) zu konstatieren. Ist hier nun ein Längsfaden überhaupt vorhanden? Möglich ist sein Fehlen jedenfalls. Dieser Schluß ist bei der großen Unbeständigkeit der Länge des Spermienkopfes durchaus begründet, da beim Aufquellen des Chromatins den Kopf scheinbar nichts daran verhindert, sich um $1^1/_2$ mal zu verlängern. Doch müssen wir auch die Möglichkeit zugeben, daß in den stark gequollenen Spermien der Fig. 10*b* u. 10*c* sich der Längsfaden, ähnlich dem Spiralfaden, bereits aufgelöst hat und die Fragmente beider Fäden zur Bildung eines künstlichen, den Kopf am Kugeligwerden verhindernden Skeletts zusammengeflossen sind; auf Fig. 10*d* hat der Kopf schon nahezu Kugelform angenommen.

Außer der Beständigkeit der Kopflänge wird, wie wir gesehen haben, noch ein Merkmal durch den Längsfaden bedingt, nämlich die Biegung des Kopfes. Schon die Annahme der natürlichen Krümmung dieser festen Faser genügt zur Erklärung der Krümmung des ganzen Kopfes. Die Erörterung der Ursachen einer solchen Krümmung der

gegebenen Faser geht eigentlich über die Grenzen dieser Arbeit hinaus, doch lassen sich diese Ursachen in gewissen Fällen leicht feststellen, und die vorgeschlagene Erklärung erleichtert das Verständnis der Gestalt der schraubenförmigen Spermienköpfe. Die Textfig. 7*a* stellt den Kopf eines Coronellaspermiums dar, wobei die Skelettfäden nach einem gefärbten Präparat in die Umrisse des nach dem Leben entworfenen Spermiums eingetragen sind (vgl. Taf. IV, Fig. 29*a*). Die cylinderförmige Gestalt wird wie gewöhnlich durch den Spiralfaden bedingt, während der Längsfaden, die höchst bezeichnende Kante entlang laufend, eine nahezu vollständige Schraubenwindung umschreibt. Bei der Quellung des Chromatins wird der Spiralfaden

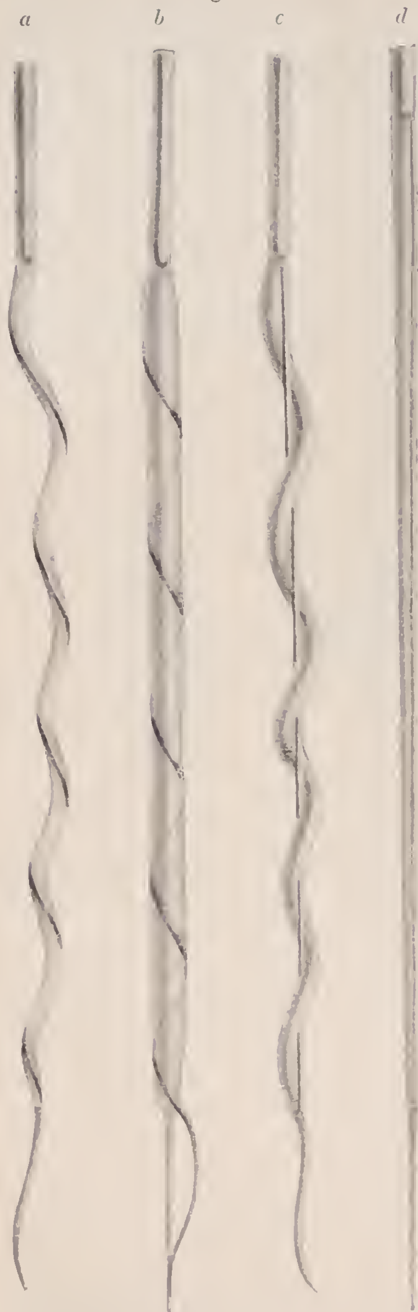
Fig. 7.



Spermien von *Coronella*: *a*, normal; *b—d*, in starker Biondi-Lösung gequollen. Vergr. c. 3500mal.

mehr oder weniger zerstört, der Längsfaden bekundet dagegen eine bedeutend größere Dauerhaftigkeit, wenn er sich auch nicht immer färbt (Textfig. 7*c*). Der Längsfaden bewahrt stets seine charakteristische Krümmung und rollt sich nur häufig noch stärker zusammen. Selbst bei einem so intensiven Aufquellen des Chromatins, wie es auf Textfig. 7*d* wiedergegeben ist, verhindert der Längsfaden den Chromatintropfen am Kugeligwerden und hält denselben augenscheinlich zurück. Der Chromatintropfen bläht sich erst dann kugelförmig auf, wenn das ganze halb zerstörte Skelett beiseite geschoben ist; doch bewahrt der Längsfaden auch hier seine Schraubenwindung. Die Ursache einer solchen Krümmung des Längsfadens geht aus der Fig. 29*c* Taf. IV hervor, wo wir die Zusammensetzung dieses Fadens aus zwei Fäden, einem dickeren bandförmigen und einem dünneren, erkennen können. Setzen wir voraus, daß diese Fäden auf die eine oder andre Weise miteinander verbunden sind

Fig. 8.

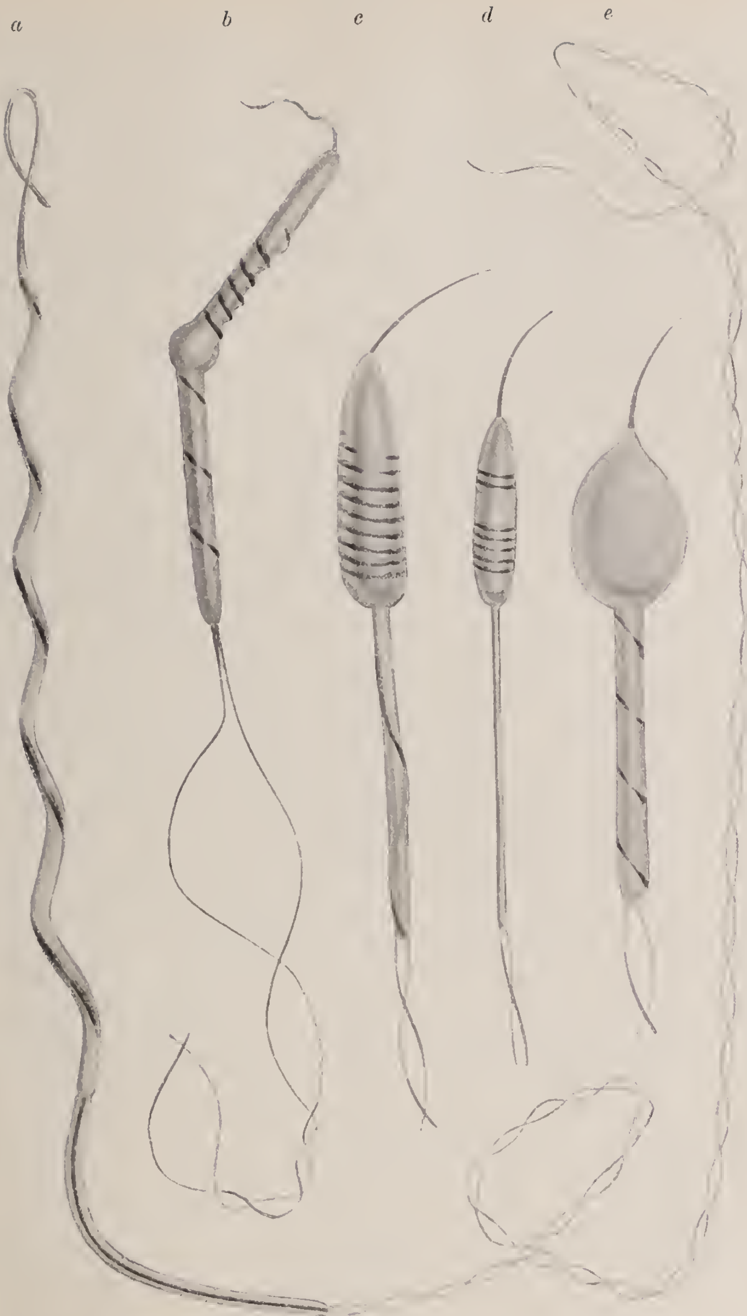


Spermien von *Raja clavata*: *a*, normal; *b—d*, in starker Biondi-Lösung gequollen.

und der eine kürzer als der andre ist, so wird uns auch die Schraubenform des komplizierten Fadens verständlich. Wenn ich auch nicht über direkte diesbezügliche Beobachtungen verfüge, so halte ich es doch für durchaus möglich, daß die Form der genau ebenso wie bei *Coronella* gewundenen Spermienköpfe vieler Schlangen, Eidechsen und Vögel (Taf. IV, Fig. 31) sich auf dieselbe Weise erklären läßt.

Ehe ich zur Erklärung der Form der eigentlichen korkzieherförmigen Spermien übergehe, will ich erst den Bau der Spermien des Rochens *Raja clavata*, auf welche sich die Textfig. 8 u. 9 beziehen, näher beschreiben. Das ganze Spermium, wie es uns unter natürlichen Bedingungen entgegentritt, ist auf Fig. 9*a* dargestellt. Wir erkennen den (nur zufällig gebogenen) langen Spieß, die fünf Schraubenwindungen des Kopfes mit seiner hervortretenden Kante, welcher der Längsfaden anliegt, den mit einem geraden Skelettfaden versehenen Hals und endlich den Schwanz, dessen Skelett durch zwei zusammengewundene Fäden repräsentiert wird. Ein normales Aussehen zeigt der Kopf nur auf Fig. 8*a*, während

Fig. 9.



Spermien von *Raja clavata*: *a*, normal; *b*, nach 5-Min. Behandlung mit 1%iger KOH-Lösung; *c*, nach 5-Min. Behandlung mit 2% KOH; *d*, dasselbe Spermium wie *c*, nach der Neutralisierung der Reaktion. *e*, dasselbe Spermium wie *c* und *d* mit 10%iger KOH-Lösung behandelt. Vergr. c. 3500 mal.

auf Fig. 8*b-d* die Resultate der bei der Färbung in Biondilösung stattgehabten Veränderungen wiedergegeben sind. Die beste Erklärung für diese Veränderungen bietet uns die Voraussetzung, daß der Längsfaden sich hier wie bei *Coronella* aus zwei miteinander in Verbindung stehenden Skelettfäden, einem kürzeren und einem längeren, zusammensetzt. Unter dem Einflusse künstlich herbeigeführter Bedingungen kann sich der komplizierte Faden entweder bis zur Länge des größeren Fadens ausdehnen oder bis zu der des Kürzeren verkürzen. Doch kann der spiralig gewundene Längsfaden nur in dem Falle wirklich eine korkzieherförmige Gestalt des Spermienkopfes bedingen, wenn die von dem auf meinen Präparaten nicht tingierten Spiralfaden umwundene Chromatinsäule ganz bestimmte Dimensionen aufweist. Quillt die Chromatinsäule jedoch auf, erweitert und verkürzt sie sich, so kann der Kopf bei unveränderter Form des Längsfadens eine cylindrische Gestalt annehmen, wie sie auf Textfig. 8*b* dargestellt ist. Doch ist der Fall nicht ausgeschlossen, daß der Kopf sein schraubenförmiges Aussehen selbst in dem Falle noch bis zu einem gewissen Grade bewahrt, wenn der Längsfaden gerade geworden ist und sich verkürzt hat (Textfig. 8*c*). Hier tritt dieselbe Erscheinung ein, die wir in den *Axolotl*- (Textfig. 6*a*) und Regenwurmspermien (Taf. I, Fig. 1*d*) beobachten konnten. Verlängert sich aber der Längsfaden beim Auseinanderwinden und quillt das Chromatin nicht auf, so streckt sich der Kopf zu einem langen, feinen Faden aus (Textfig. 8*d*).

Äußerst charakteristische Veränderungen lassen sich in den *Raja*-Spermien bei Einwirkung wäßriger KOH-Lösungen (Textfig. 9) beobachten. Bereits in schwachen Lösungen macht sich eine intensive Verkürzung des Kopfes, welche vom Verschwinden dessen schraubenförmiger Gestalt begleitet wird, bemerkbar (9*b* u. *c*). Interessant ist es, daß der stark verkürzte Längsfaden in manchen Fällen trotzdem seine fünf Schraubenwindungen beibehält (9*b*), in andern Fällen dagegen, wahrscheinlich dank der ungleichmäßigen Verkürzung seiner beiden Fasern, sich stark zusammenwindet (9*c*). Nach und nach fällt der Längsfaden der Zerstörung anheim und der Kerntropfen gewinnt nun ein nahezu regelmäßig kugelförmiges Aussehen (9*e*).

Beim Anblick der Fig. 9*b-e* steigt in uns unwillkürlich der Gedanke auf, ob wir es hier im Kopfe nicht mit noch irgend einem die Länge desselben bestimmenden Gebilde zu tun haben; doch ist es mir nicht gelungen, außer der von mir als Längsfaden angesprochenen Faser, das Vorkommen irgend andrer, am Aufbau des Kopfes teilnehmender Fäden nachzuweisen. Ein gewisses Interesse bietet auch

der im Halse anzutreffende Faden, der die Tendenz zeigt, sich zu einer Spirale zusammenzurollen.

Beim Studium der Spermien von *Raja clavata* war ich anfangs zu glauben geneigt, daß das Vorhandensein der von dem schwer zu differenzierenden, doch zweifellos existierenden Spiralfaden umwundenen Chromatinsäule einerseits und eines Längsfadens andrerseits zur Erklärung der Kopfform genüge. Zeigen beide Gebilde die gleiche Länge, so verlaufen sie einander parallel, und der Kopf weist eine geradegestreckte Gestalt wie auf Textfig. 8*d* auf, übertrifft das eine jedoch das andre an Länge, so windet es sich um das kürzere, wie dies auf Textfig. 8*b* u. *c* wiedergegeben. Doch läßt sich nur durch die Längendifferenz allein die auf Textfig. 8*a* dargestellte Kopfform noch lange nicht erklären, und wir sind genötigt anzunehmen, daß auch unter natürlichen Bedingungen die Längsfaser spiralförmig gekrümmt ist und so die schraubenförmige Gestalt des Kopfes bedingt. Eine solche Voraussetzung findet ihre Bestätigung auch in einigen, die Spermien einer nahe verwandten Form, des Haifisches *Scyllium canicula*, betreffenden Befunden. Für den mit einer hervortretenden Kante versehenen Spermienkopf dieser Tierform ist eine große Anzahl von Schraubenwindungen bezeichnend. Die Kante entlang verläuft der Längsfaden (Taf. IV, Fig. 24*a*). Letzterer umwindet hier die Chromatinsäule nicht seiner größeren Länge wegen, sondern weil die Spiralform hier den natürlichen Zustand dieser festen Faser repräsentiert. Ruft man ein Quellen des Chromatins hervor, so gelingt es bisweilen eine Konzentrierung der Chromatinflüssigkeit am vorderen Ende des Kopfes herbeizuführen, wobei die Windungen des Längsfadens zur Aufnahme des aufgequollenen Chromatintropfens an dieser Stelle auseinandertreten, während im hinteren Abschnitt des Kopfes der Längsfaden, jeglichem Einflusse von Seiten des Chromatins entzogen, doch seine Spiralform bewahrt. Folglich kann letztere als der natürliche Zustand des Längsfadens angesehen werden, so daß derselbe im normalen Spermium eine bedeutendere Länge hat als die Chromatinsäule.

Obwohl ich auf meinen Präparaten von *Raja*- und *Scyllium*-Spermien keinerlei Spuren eines »Spiralfadens« entdecken konnte, so bin ich doch von der Existenz eines solchen überzeugt, da sonst die cylindrische Gestalt der Chromatinsäule unerklärlich wäre. Wenn wir auf Textfig. 8*b* die Ursache einer solchen cylindrischen Gestalt der Chromatinsäule auch in dem dieselbe hier umschlingenden spiralig gewundenen Längsfaden suchen würden, so müßte jedoch für die andern Abbildungen dieser Tafel diese Erklärung wegfallen.

Das gleichzeitige Auftreten eines Spiral- und eines Längsfadens läßt sich an den schraubenförmig gewundenen Spermienköpfen des Sperlings und ihm nahestehender Vögel beobachten. In verschiedenen Quellungsstadien sind die Spermienköpfe des Sperlings auf Taf. IV, Fig. 30*a-g* dargestellt. Von diesen Abbildungen gibt die Fig. 10*a* am besten die Gestalt des lebenden Kopfes wieder. Derselbe macht $2^1/_2$ Schraubenwindungen, von denen $1^1/_4$ Windungen auf das Chromatin, die andre Hälfte auf das Perforatorium kommen. Am lebenden Spermium läßt sich von diesen $2^1/_2$ auf den Kopf kommenden Umdrehungen der proximale Abschnitt des Schwanzes, der seinerseits noch eine Schraubenwindung macht, nur schwer unterscheiden (Mittelstück?), an dem durch Biondilösung tingierten Kopf grenzt sich der Kernteil jedoch scharf vom übrigen Spermium ab. Auf Fig. 30*b* erkennt man den nur hier und da in Körnchen zerfallenen Spiralfaden; das Mittelstück hat sich vom Achsenfaden des Schwanzes losgelöst. Auf Fig. 30*c* hat sich der Kern zu einem eiförmigen Tropfen aufgebläht und der Spiralfaden hat sich vollständig in Körnchen (Tröpfchen) aufgelöst. Der Chromatintropfen zeigt hier nur deshalb keine kugelige, sondern eine eiförmige Gestalt, weil er von dem noch erhalten bleibenden Längsfaden daran verhindert wird. Der Spieß ist in zwei Teile zerfallen, einen geraden und einen gewundenen, der die unmittelbare Fortsetzung des Längsfadens des Kernabschnittes bildet. Die Windungen dieses Längsfadens entsprechen beinahe genau den Schraubenwindungen des unveränderten Kopfes: sie gehören dem natürlichen Zustande des Längsfadens an und bedingen die schraubenförmige Gestalt des Kopfes. Auf Fig. 30*d* hat sich das Mittelstück völlig abgelöst. Die Windungen des Kernabschnittes des Kopfes sind gänzlich unverändert geblieben; ihre Kante entlang verläuft der Längsfaden, und der durch die Färbung nicht differenzierte Spiralfaden ist augenscheinlich gleichfalls intakt geblieben. Im Spießabschnitt ist derjenige Teil, der auf den vorhergehenden Abbildungen uns als geradegestreckter Stachel entgegentrat, zu einem eiförmigen Tropfen ausgeflossen, der nun ebenso von den Windungen des Längsfadens zusammengehalten wird wie früher der aufgequollene Kernabschnitt.

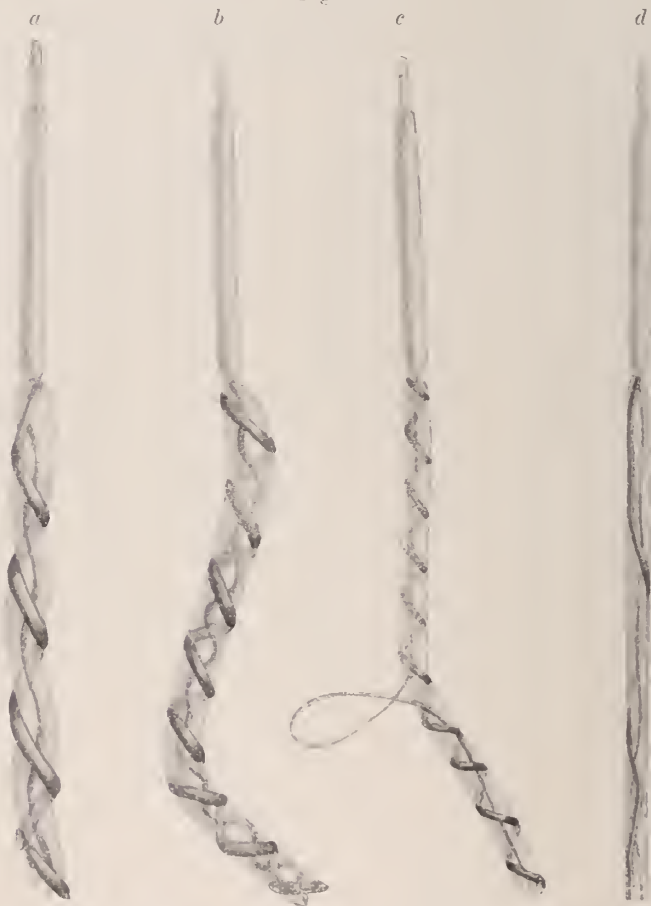
Die Zahl der Schraubenwindungen des letzteren stimmt wiederum mit denjenigen des schraubenförmigen Kopfes des lebenden Spermiums überein. Auf Fig. 30*e* bemerken wir ein neues Aufquellen des Kernabschnittes in Zusammenhang mit dem körnigen Zerfall des Spiralfadens, während der Spieß und das Mittelstück nur unbedeutende

Veränderungen erlitten haben. Auf Fig. 30f hat sich der Spieß ganz losgelöst und mit ihm möglicherweise auch der ganze Längsfaden, von dem keine Spur mehr zu entdecken ist. Dafür tritt der das Chromatin durch seine Windungen zusammenhaltende Spiralfaden um so deutlicher hervor. Auch auf Fig. 30*g* sehen wir den Spieß losgelöst, doch ist der Längsfaden im Kernabschnitt deutlich erkennbar; gleichzeitig ist in der vorderen Hälfte des letzteren auch der Spiralfaden noch erhalten, während er in der hinteren Hälfte sich bereits in Körnchen aufgelöst hat.

So wird bei allen erwähnten Wirbeltierspermien die schraubenförmige Gestalt des Kopfes durch die Längsfaser bedingt, die im natürlichen Zustande, wahrscheinlich dank ihrer Zusammensetzung aus zwei verschiedenen Fasern, gleichfalls schraubenförmig gewunden erscheint (*Coronella*). Theoretisch ist jedoch auch ein andrer Ursprung der Schraubenform des Kopfes wohl denkbar, deren Ursache nicht im Längsfaden, sondern im Spiralfaden zu suchen wäre. In der Tat trifft dies wahrscheinlich für die *Gastropoden* zu. Die eupyrenen Spermien von *Paludina*, *Murex*, *Tritonium*, *Cherithium* u. a. zeichnen sich durch einen schraubenförmigen, bisweilen sehr langen und mit einer bedeutenden Anzahl von Windungen versehenen Kopf aus. Auf Textfig. 10*a-d* sind ausschließlich die distalen Hälften des Spermienkopfes von *Tritonium corrugatum* mit dem sich ihm anschließenden Mittelstück des Schwanzes zur Darstellung gebracht. Von den beiden Skelettfasern des Kopfes entspricht die dünne axiale voraussichtlich dem Längsfaden, während die breite oberflächliche wohl dem Spiralfaden als gleichwertig anzusehen ist. Beide Fasern weisen die gleiche Anzahl von Spiralwindungen auf. Auf Textfig. 10*b* ist die auf Fig. 10*a* noch deutlich hervortretende Schraubenform, wahrscheinlich durch das Aufquellen des nun die Windungen des oberflächlichen Fadens völlig ausfüllenden Chromatins, ganz verschwunden. Auf Textfig. 10*e* ist der zu einer Schlinge zusammengefaltete Längsfaden aus dem Kopf herausgetreten, was jedoch noch keine Veränderung der cylindrischen Gestalt des Kopfes veranlaßt hat. An der Entstehungsstelle der Schlinge hat jedoch im Zusammenhange mit der Veränderung des natürlichen Zustandes des Längsfadens eine Biegung des Kopfes stattgefunden. Auf Textfig. 10*d* endlich hat das Auseinanderwinden der beiden Skelettfäden eine sehr bedeutende Streckung und Verschmälerung des Kopfes, von dem hier nur ein Teil dargestellt ist, zur Folge gehabt.

Bei dem der eben beschriebenen Art nahestehenden *Murex brandaris* zeigt das eupyrene Spermium gleichfalls eine schraubenförmige Kopfform. Doch ist der oberflächliche Spiralfaden, der der Kante der Schraubenwindungen entlang verläuft und so die besagte Gestalt

Fig. 10.

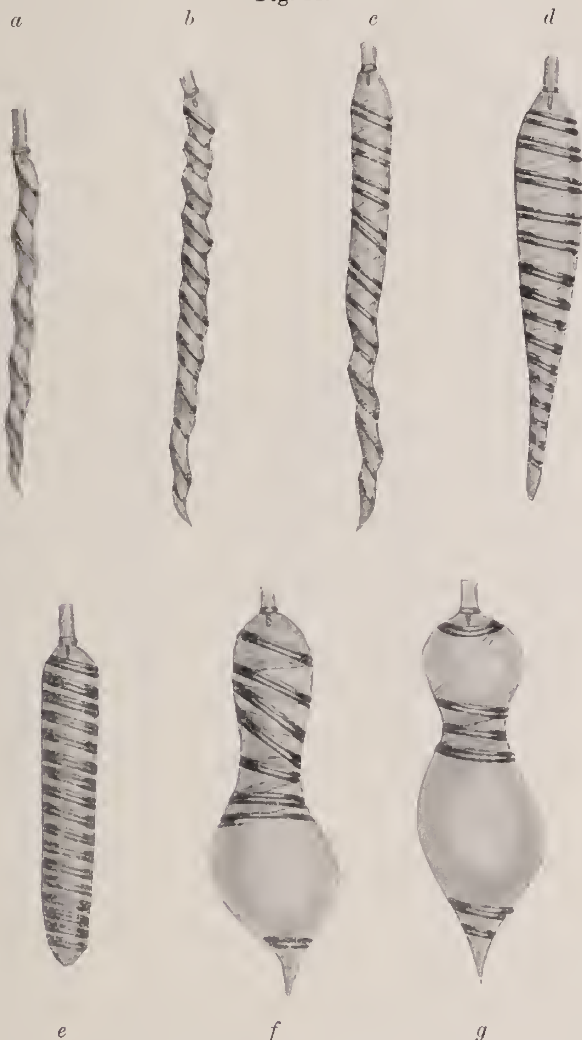


Spermien von *Tritonium corrugatum* in Biondi-Lösung gefärbt. Vergr. c. 1500 mal.

bedingt, hier äußerst zart und leicht durch jegliche anormale Bedingungen beschädigt; auf meinen Präparaten tingiert er sich nicht, so daß ich nur auf Grund theoretischer Erwägungen und einer Vergleichung mit *Tritonium* auf sein Vorhandensein schließe. Auf Fig. 8*a*, Taf. II hat der Kopf durch Ausgleichung der Windungen bereits seinen Schraubencharakter eingebüßt; der axiale Längsfaden hat sich aufgerollt und ist nun nur schwach gebogen, wodurch wahr-

scheinlich auch die schwache Krümmung des Kopfes veranlaßt wird. Daß die Ursache der Schraubenform des Kopfes dieser Spermien

Fig. 11.



Eupyrene Spermien von *Paludina vivipara* in Biondi-Lösnng gefärbt. Vergr. c. 3500 mal.

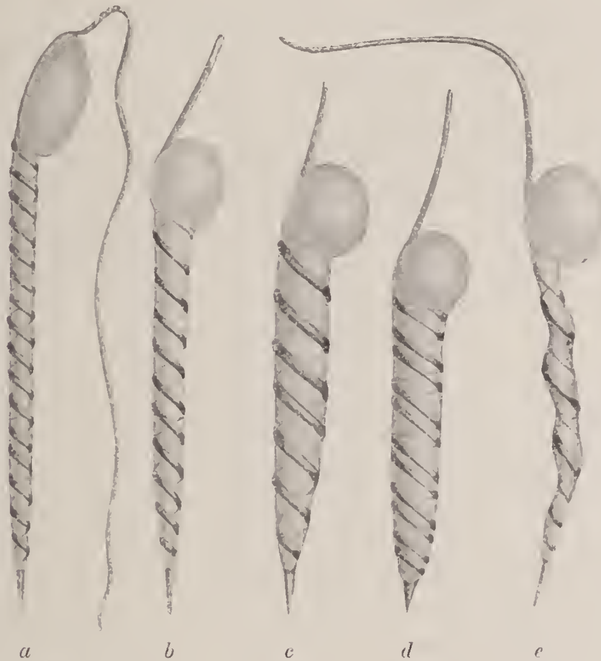
nicht im Längsfaden zu suchen ist, beweist ein Blick auf die Fig. 8*b*, wo der Längsfaden noch zu einer Spirale zusammengewunden ist, was den Kopf jedoch nicht vor dem Verlust seiner Schraubenform bewahrt hat. Der oberflächliche Spiralfaden verleiht dem Chromatin aber noch eine cylindrische Gestalt. Alle übrigen Abbildungen Fig. 8*a*-*g*

beziehen sich auf solche Spermien, in denen das aufgequollene Chromatin bereits den Widerstand des hier wahrscheinlich schon vollständig zerstörten oberflächlichen Spiralfadens überwunden hat und Kugelform anzunehmen strebt, soweit der Längsfaden diesen Bestrebungen nicht entgegenwirkt. Letzterer kann entweder seine axiale Stellung beibehalten oder sich nur zusammenfalten, wie dies auf Fig. 8*f* u. 8*g* wiedergegeben ist, wo wir den zusammengefalteten Längsfaden doch noch die Form des Chromatintropfens bestimmen sehen; oder aber der axiale Längsfaden kann seine Lage an die Oberfläche des Chromatintropfens verschieben und so seiner Funktion nach den oberflächlichen Spiralfaden ersetzen, wie wir dies auf Fig. 8*d* u. 8*e* sehen. Einen interessanten Fall veranschaulicht Fig. 8*c*, wo das Chromatin sich in vier, den Falten des Längsfadens adhaerierte Tropfen geteilt hat.

Äußerst lehrreich erscheinen die Veränderungen, welche der Kopf der eupyrenen Spermien von *Paludina vivipara* bei der Quellung erleiden (Textfig. 11), da dieselben sehr überzeugend den Entstehungsmodus der Schraubenform des Kopfes veranschaulichen. Unter natürlichen Bedingungen weist der Kopf fünf Schraubenwindungen auf. An der Oberfläche desselben verlaufen zwei von einander unabhängige Spiralfasern, die wohl am nächstliegendsten mit dem einzigen oberflächlichen Spiralfaden bei *Tritonium* zu vergleichen sind; was den axialen Faden anbetrifft, so kann ich ihn hier nicht entdecken, wenn mir sein Vorhandensein auch sehr wahrscheinlich erscheint. Von den zwei oberflächlichen Fäden läuft der eine die hervortretende Kante der Schraubenwindungen entlang, der andre längs der tiefsten Stellen der Rinne zwischen denselben. Der erstere ist augenscheinlich der längere und dickere, so daß man die Ursache der schraubenförmigen Gestalt des Kopfes hier wohl im Längenunterschied der beiden Fäden wird suchen müssen. Unter dem Einflusse der Reagentien, die ein Aufquellen des Kopfes verursachen, findet meistens auch ein Zusammenrollen der Fäden statt, wobei deren Länge sich im ganzen Kopfe oder nur in einem Teil desselben ausgleichen kann. An den Stellen, wo eine solche Ausgleichung in der Länge beider Fäden, meist im Zusammenhange mit einer Verschmelzung derselben, eintritt, geht auch die schraubenförmige Gestalt des Kopfes verloren. Auf Textfigur 11*b* können wir bereits eine merkliche Quellung und ein bedeutend vorgeschrittenes Zusammenrollen der Fäden konstatieren, und doch hat der Kopf hier noch seine Schraubenform bewahrt, da der eine von den beiden oberflächlichen Fäden den andern immer

noch an Länge übertrifft. Auf Textfig. 11*c* ist der proximale Teil des Kopfes bei einer verschiedenen Länge der Skelettfäden noch schraubenförmig, während im distalen Teil von den Schraubenwindungen keine Spur mehr zu entdecken ist, da die Länge beider Fäden sich ausgeglichen hat und dieselben zusammengeflossen sind. Auf Textfig. 11*d* u. *e* sind die Schraubenwindungen des Kopfes völlig verwischt und statt der früher vorhandenen zwei einzelnen Fäden begegnen wir einem ein-

Fig. 12.



Spermien von *Opilio* unmittelbar vor der Incystierung: *a*, lebend; *b*—*e* in Biondi-Lösung gefärbt. Vergr. c. 3500 mal.

zigen doppelten, welcher den Kopf mit seinen Windungen umgebend ihm eine kegelförmige oder cylindrische Gestalt verleiht. Bei einer weitergehenden Quellung des Kopfes wird dieser doppelte Faden nicht zerstört, gibt aber dem Drucke nach: seine Windungen treten auseinander und zwischen denselben treten einzelne Chromatintropfen hindurch.

Auf Taf. II, Fig. 9*a-e* sind einige von den Präparaten, welche den bis zu einem gewissen Grade schematisierten Abbildungen der Textfig. 11 zugrunde gelegt sind, naturgetreu wiedergegeben. Fig. 9*c* entspricht der Textfig. 11*c*; Fig. 9*d* veranlaßte mich im Verein mit andern ähnlichen Bildern zur Entwerfung des Schemas Textfig. 11*b*;

Fig. 9*c* endlich stimmt beinahe vollständig mit der Textfig. 11*g* überein. Was die Figuren 9*a* u. 9*b* anbetrifft, so dienen dieselben zur Veranschaulichung einer recht verbreiteten Erscheinung: beide Fäden liegen einander so eng an, daß es nicht gelingt die Doppelnatur des nun einheitlichen oberflächlichen Fadens zu erkennen, obwohl dieselben auf Fig, 9*b* nicht einmal von Chromatin ausgefüllt werden.

Im Zusammenhang mit den eben geschilderten Vorgängen in den schraubenförmigen Spermien ist es von großem Interesse, diesen eine Reihe von Umwandlungen, welche der cylindrische Spermienkopf der Spinne *Opilio* durchmacht, gegenüberzustellen. Der Kopf wird hier von zwei oberflächlichen Spiralfäden umwunden, während der Längsfaden die Achse desselben bildet. Die Existenz des letzteren Fadens kann nur durch die Färbung nachgewiesen werden (vgl. Taf. I, Fig. 4*d*), die beiden Spiralfäden sind dagegen auch an lebenden Spermien, besonders bei der Beobachtung in hypertonischen Lösungen sehr schön erkennbar. So setzt sich denn das Kopfskelett hier aus denselben Teilen zusammen, die wir bereits bei *Paludina* vorfanden, doch mit dem Unterschiede, daß beide Spiralfäden hier die gleiche Länge besitzen und der Kopf deshalb keine schraubenförmige, sondern eine gerade Gestalt annimmt. Auf Textfig. 12*b-d* sind die Resultate der Quellung des Chromatins dargestellt. Die Spiralfäden treten nach und nach auseinander, rollen sich auf und können, wie wir dies bei *Paludina* gesehen haben, zusammenfließen (Textfig. 12*d* u. Taf. IV, Fig. 4*d*). Doch kann auch der Fall eintreten, daß die eine Faser beim Aufwinden länger wird als die andre, was naturgemäß eine schraubenähnliche Gestalt des Kopfes resultiert (Textfig. 12*e* u. Taf. IV, Fig. 4*f*). Auf diese Weise erweist sich die Folge der Veränderungen, welche das *Opilio*-Spermium durchmacht denen bei *Paludina* gerade entgegengesetzt: die Ausgangsform im einen Falle (12*a*) bildet das Endresultat im andern (11*e*), und umgekehrt (11*a*—12*e*).

Werfen wir nun einen Blick zurück auf die soeben geschilderten Beobachtungen, so kommen wir zur Überzeugung, daß die länglichen Spermienköpfe der verschiedenartigsten Vertreter des Tierreiches sich durch einen äußerst einförmigen Typus des Skelettbaues auszeichnen. Diesem Skelett liegen zwei Fäden zugrunde, der Längsfaden und der Spiralfaden; letzterer nimmt stets eine oberflächliche Lage ein, während der erstere an der Oberfläche verläuft (*Axolotl*, Textfig. 1*b*, Regenwurm Taf. I, Fig. 1*d*) oder aber innerhalb der Chromatinmasse eingelagert sein kann (*Murex*. Taf. II, Fig. 8). Von dem

bisweilen doppelten Längsfaden steht die Länge und Biegung des Kopfes in Abhängigkeit, während der Spiralfaden, der gleichfalls von zwei oder selbst drei Komponenten gebildet werden kann, die Dimensionen des Durchmessers bedingt. Die Schraubenform kann entweder durch den Längs- oder durch den Spiralfaden hervorgerufen sein. Der eine solche Schraubengestalt des Kopfes veranlassende Faden besteht aus zwei ungleich langen Fasern, die entweder, wie bei *Paludina*, in einem großen Abstande von einander verlaufen oder aber einander wie bei *Coronella* dicht genähert sein können.

Wenn ich einen allgemeinen Bauplan des Kopfskeletts entwerfe, so sehe ich mich genötigt, nochmals besonders darauf hinzuweisen, daß ich stets von einer biophysikalischen, nicht aber von einer vergleichend morphologischen Grundlage ausgehe. Künftige Befunde in der Spermiogenese werden vielleicht nachzuweisen imstande sein, daß die Fasern, die ich in den verschiedenen Spermien als Längsfaden bzw. Spiralfaden anspreche, einander nicht homolog sind und möglicherweise verschiedenen Bestandteilen der Spermatide ihren Ursprung verdanken. Ich bestehe nur auf der Analogie dieser Fasern, da dieselben ein und derselben Funktion dienen.

Bis jetzt war nur von Spermien mit langgestrecktem Kopf, d. h. von solchen Spermien die Rede, deren Kopf am bedeutendsten von der Kugelform abweicht. Doch läßt sich auch in kurzen oder selbst kugelförmigen Spermienköpfen meist die eine oder andre Skelettform nachweisen. Die kugelförmigen Köpfe können nicht als Chromosoltropfen auftreten, da sie zum Eindringen in das Ei einer gewissen Elastizität bedürfen. Bisweilen begegnen wir in denselben einer longitudinalen Skelettachse, wie dies z. B. bei den auf Fig. 7*a-c*, Taf. I dargestellten *Nereis*-Spermien der Fall ist. Außer dieser Axialfaser stoßen wir hier noch auf ein recht kompliziert gebautes Perforatorium, einen von 2—3 Skelettreifen umgebenen Tropfen einer besonderen Substanz, ebenso wie auf gewisse, den kugeligen Kern umwindende Skelettfäden, deren Verlaufsrichtung festzustellen mir nicht gelang. Bei *Anodonta* (Fig. 13, Taf. II) bemerkt man am abgeplatteten Spermienkopf gewundene Fäden, die selbst nach Abheben der oberflächlichen semipermeablen Membran dem Kern angelagert bleiben. Als ein drittes Beispiel führe ich die Spermien von *Gobius ratan* (Fig. 25, Taf. IV) an, deren Kopf zweifellos irgend Skelettbildungen zukommen, von denen die querverlaufenden Fasern auf Fig. 25*b* sehr schön erkennbar sind; der Längsfaden gehört scheinbar dem Halse an.

Die Spermien der Säugetiere, deren Kopf meist löffelförmig abgeplattet und schwach spiralig gewunden erscheint, habe ich nicht mit genügend sicheren Methoden untersuchen können. Bisweilen wollte es mir scheinen, als verliefen am Kopfe des menschlichen Spermiums eine Reihe von parallelen Fäden, doch will ich nicht auf der Zuverlässigkeit dieser Beobachtung bestehen. Doch scheint es mir, daß hier das meist einen bedeutenden Teil des Kopfes in Form eines feinen und festen Plättchens umkleidende Perforatorium in der Formbestimmung keine unbedeutende Rolle spielt.

4. Die innere Struktur und chemische Zusammensetzung der Skelettfasern.

Die elastischen, die Form des Spermienkopfes bestimmenden Fasern bestehen, wie weiter unten genauer erörtert werden wird, aus einer chemisch äußerst stabilen Substanz, die selbst der zerstörenden Wirkung solcher Reagentien, wie starke Alkalilösungen und unverdünnte Mineralsäuren, längere Zeit zu widerstehen vermag. Doch kann die Veränderung in den äußeren Bedingungen, ohne einen Einfluß auf die chemische Zusammensetzung der Skelettfaser auszuüben, eine Formveränderung derselben zur Folge haben; diese Veränderungen führen uns zu dem Schluß, daß die Skelettfasern Kolloide, die sich im Zustand des Gel befinden und denen folglich eine ganz bestimmte innere Struktur zukommt, darstellen.

Weiter oben hatte ich bereits mehrmals Gelegenheit, darauf hinzuweisen, daß die Einwirkung der ein Quellen des Chromatins veranlassenden Reagentien häufig auch ein Quellen, eine Verlängerung oder Verkürzung, ein Zusammenrollen oder Auseinanderwinden der Skelettfasern zur Folge hat; dazwischen läßt sich sogar eine Vergrößerung ihres Durchmessers wahrnehmen. Ich verweise den Leser aufs neue auf die Textfig. 11, P., welche die im Spermium von *Paludina vivipara* bei der Quellung stattfindenden Veränderungen veranschaulicht. Im Kopf des lebenden unveränderten Spermiums erkennt man zwei oberflächliche Fäden, einen langen dickeren und einen kürzeren feineren, von denen ein jeder fünf Schraubenwindungen zeigt. Im Laufe des Quellungsprozesses gleicht sich der Längenunterschied beider Fäden nach und nach aus, wobei sich beide Fäden noch stark zusammenwinden; so zeigte auf Textfig. 11 *c* ein jeder Faden statt der normalen 5, 18 Schraubenwindungen. Ließe sich das Verschwinden der Korkziehergestalt des Kopfes noch vielleicht der durch die Quellung des Chromatins hervorgerufenen Steigerung des inneren Druckes zuschreiben, so ist die Ursache des Zusammenwindens doch jedenfalls in

den Fäden selbst zu suchen, da die Quellung des Chromatins im Gegenteil höchstens noch, wie auf Textfig. 11 *f* u. 11 *g*, ein Auseinanderwinden der Fäden nach sich ziehen könnte. Bei der Formveränderung der Spermienköpfe von *Opilio* (Textfig. 12, P.) ließe sich das Auseinanderwinden der Fäden vielleicht durch die Quellung des Chromatins erklären; doch kommt den elastischen Fäden bei der Umwandlung des geraden Kopfes in einen schraubenförmigen (Fig. 12 *e*) natürlich eine aktive Bedeutung zu: der eine derselben verkürzt sich, während der andre sich in die Länge dehnt.

Fig. 13.



Spermiumgeißel von *Planorbis*: *a*, normal; *b*—*c* gequollen.

Genau eine eben solche aktive, eine gewisse Arbeit leistende Verkürzung der Skelettfäden tritt beim Quellen des Spermienschwanzes von *Planorbis* (Textfig. 13 *a-c*) in Erscheinung. Im normalen, unveränderten Spermium erblickt man drei oberflächlich verlaufende Spiralfäden von augenscheinlich gleicher Länge, von denen jedoch der eine die übrigen an Dicke übertrifft. Auf Fig. 13 *b* haben sich zwei Fäden bei der Quellung im Vergleich zum dritten verkürzt, und dieser Umstand läßt den Schwanz Schraubengestalt annehmen.

Es ist mir nicht geglückt, die Frage nach der inneren Struktur der Skelettfasern durch direkte Befunde zu lösen. Am annehmbarsten erscheint die Voraussetzung, daß wir es mit Gel, das eine Schaumstruktur besitzt, zu tun haben; die Wandungen der Waben bestehen aus festem Stoff und umschließen einen flüssigen Inhalt. Bei der Quellung tritt eine Dehnung der Waben ein, was eine Veränderung der äußeren Form, ein Länger- oder Breiterwerden oder ein Zusammenwinden der Faser zur Folge hat. Andrerseits ist es nicht unmöglich, daß sich die Faser aus Fibrillen zusammensetzt und sich dank der verschiedenen Länge der letzteren zusammenwindet; gesetzt den Fall, den einen Fibrillen käme eine größere Dehnbarkeit als den andern zu, so erklärt sich hieraus auch das Zusammen- und Ausein-

anderwinden der Faser unter dem Einflusse von solchen, die Quellung hervorrufenden Reagentien. Die Auflösung der Fasern in Fibrillen läßt sich häufig in Spermienschwänzen beobachten; ich habe diese Erscheinung bereits in bezug auf den Hals von *Eupagurus*- u. a. Krebsspermien geschildert. Vielleicht waren jedoch meine Versuche, einen Zerfall der Skelettfasern des Spermienkopfes in Fibrillen herbeizuführen deshalb nicht mit Erfolg gekrönt, weil ich mich nur wenig der dauernden Macerationsmethoden, mit deren Hilfe Ballowitz eine lange Spaltung der verschiedenartigsten Fasern in den Spermienschwänzen erzielte, bediente. Ich weise hier darauf hin, daß ich keineswegs mit der Auffassung des Zerfalles einer Faser in Fibrillen als eines solchen Merkmales einverstanden bin, welches notgedrungen von einer Kontraktilität der Faser begleitet wird (Ballowitz, Verhandl. der anatom. Ges. 1907, Diskussion). Die Fortsätze der *Eupagurus*-Spermien sind nicht kontraktil und zerspalten sich trotzdem. Doch stimme ich darin mit Ballowitz überein, daß die »Kontraktilität« der Faser dieselbe jedenfalls als kompliziertes Organ charakterisiert, dem eine bestimmte morphologische Struktur und eine Zusammensetzung aus kontraktilem flüssigem Protoplasma und dem einen oder andern Skelett, z. B. einem Bündel feiner, nicht kontraktiler, sondern nur die Form der kontraktilen Faser bestimmender Fibrillen, zukommt.

Die Skelettfasern des Spermienkopfes unterscheiden sich schon ihren physikalischen Eigenschaften und ihrem Verhalten der Färbung gegenüber nach so scharf von der durch sie zusammengehaltenen Chromatinmasse, daß sich uns unwillkürlich der Gedanke an eine Zusammensetzung derselben aus einer chemisch ganz eigenartigen Substanz aufdrängt. Da nun aber auch die sich bei der Plasmolyse abhebende semipermeable Plasmamembran augenscheinlich gleichfalls aus einer besonderen chemischen Substanz besteht, so müssen wir erwarten, daß die genaue chemische Analyse uns im Spermienkopf mindestens drei verschiedene chemische Verbindungen kennen lehren wird.

Die Spermienköpfe verschiedener Tiere, besonders die der Teleostier und speziell des Lachses, dienten mehr als einmal als Objekt genauer chemischer Untersuchungen, und es hat wohl kein andrer Teil der Zelle eine so eingehende chemische Bearbeitung erfahren wie das genannte Objekt. Miescher, dem das Hauptverdienst in der Lösung dieses Problems zukommt, gibt an, er hätte es sich zur

Aufgabe gemacht, den Kopf des Forellenspermiums »wie ein Mineral zu analysieren« (Wissenschaftlicher Briefwechsel, Brief 77). Die die Chemie des Spermienkopfes betreffende Literatur hat bereits einen solchen Umfang erreicht, daß es dem Nichtspezialisten schwer fallen würde, dieselbe zu bewältigen. Zu meiner Genugtuung gibt R. Burian in den letzten Bänden der »Ergebnisse der Physiologie« eine eingehende Übersicht von mehr als 200 einschlägigen Arbeiten (E. d. Ph. Bd. III, Abt. 1, S. 48—106 und Bd. V, S. 768—846).

Vom Standpunkt der Morphologen lassen die von den Chemikern zur Analyse der Spermien angewandten Methoden an Genauigkeit sehr viel zu wünschen übrig. Schon der erste Schritt, die Trennung des Kopfes vom Schwanz, erweckt einigen Zweifel. Diese Trennung wurde erzielt durch die Einwirkung von »entweder Essigsäure (bis zu schwach saurer Reaktion) oder aber $^1/_2$—1%iger $CaCl_2$ oder $BaCl_2$ Lösung«; »das allmählich sich absetzende Sediment enthielt fast nur die Köpfe der Spermatozoen, die protoplasmatischen Anteile werden zerstört«. Oder man trennt »die ersteren von den letzteren durch Centrifugieren unter mehrfach erneutem Wasserzusatz ab; das Wasser löst die Schwänze auf, und das Sediment besteht schließlich aus absolut rein und glatt isolierten Köpfen von Samenzellen« (Burian I, S. 54).

Ich habe versucht, diese von Miescher erprobten Methoden auch für die von mir untersuchten Spermien in Anwendung zu bringen, und muß dieselben als bei weitem nicht genau bezeichnen. In erster Linie erzielt man durch dieselben keineswegs eine Auflösung des Schwanzes, dessen aus verschiedenartigen Fasern und Fibrillen bestehendes Skelett, wie bekannt, recht lange Zeit der zerstörenden Wirkung der verschiedenen Macerationsflüssigkeiten widersteht. Doch werden die Schwanzskelette vom Kopf abgerissen, bleiben dank ihrem geringen spezifischen Gewicht im Wasser suspendiert, während die Köpfe zu Boden sinken. Doch haben wir es hier nicht mit Köpfen im morphologischen Sinne zu tun. Die Scheidung des Spermiums in zwei Teile findet gewöhnlich an der Stelle statt, wo sich der Schwanz auch unter natürlichen Bedingungen, d. h. bei der Befruchtung, abtrennt; folglich bleibt der den bisweilen (bei Selachiern und Urodelen) recht bedeutenden proximalen Centralkörper enthaltende Hals mit dem Kopfe vereinigt. Auch kommt es vor, daß auch das Zwischenstück des Schwanzes mit dem Halse verbunden bleibt. So sind denn die von den Chemikern untersuchten Spermienköpfe keineswegs ausschließlich als Kern zu betrachten, da sich dem letzteren noch der Central-

körper, das Perforatorium und die einen oder andern dem Kopfe eine bestimmte Form verleihenden Skelettfäden zugesellen.

Das allgemeine Schema der chemischen Analyse ist das folgende. Die abgesonderten Köpfe werden mit einem Gemisch von Alkohol und Äther bearbeitet, um die Fette und Lipoide zu lösen. Hierauf werden durch schwache ($^1/_2$—1 %) Lösungen von Mineralsäuren die basischen Eiweißkörper-Protamine und Histone ausgezogen. Der Rest — hauptsächlich aus Nucleinsäure bestehend — wird in Alkalilösungen gelöst. Die Analyse ergibt, daß »die Köpfe der reifen Lachsspermatozoen bestehen zu etwa 95 % aus neutralem Salminnucleat« (Burian II, S. 807), d. h. aus einer salzartigen Verbindung, in welcher ein Protamin (Salmin) die Rolle der Base, die Nucleinsäure die der Säure übernimmt. »Von den übrigen 5 % der Kopfsubstanzen gehen 2,53 % in den Salzsäureauszug über; es handelt sich im wesentlichen um anorganische Stoffe, Calciumphosphat und Calciumsulfat« (ibid. S. 807). Die Frage, was denn eigentlich die übrigbleibenden 2,5 % des Gesamtgewichtes vorstellen, bleibt bis jetzt ungelöst. Es ist nur bekannt, daß ein bedeutender Teil des Restes, etwa 0,12 % aus Eisen besteht, welches »ganz außerordentlich fest organisch gebunden ist. Nicht einmal durch Behandlung des Kopfrückstandes mit heißer starker Salpetersäure, sondern nur nach der Veraschung desselben wird es nachweisbar. An welcher organischen Substanz haftet dies Eisen? An das Salmin und an die Nucleinsäure kann man deshalb nicht denken, weil weder im Salzsäureauszug noch im Natronlaugeextrakt Eisen zu entdecken ist. . . Es erscheint also als unabweisliches Postulat, daß das Eisen der Spermatozoenköpfe an eine andre, noch unbekannte organische Substanz gebunden ist« (ibid.). Diese »eigentümliche, bisher wenig untersuchte organische Eisenverbindung«, welche der zerstörenden Wirkung der Mineralsäuren und Alkalien länger als alle andern Bestandteile des Spermienkopfes widersteht, bezeichnen Miescher und Burian als »Karyogen«.

Während für die Spermaköpfe des Lachses das reiche Analysenmaterial von Miescher vorliegt, sind Gesamtanalysen von Spermatozoenköpfen anderweitiger Herkunft bisher fast gar nicht ausgeführt worden (Burian, II, S. 809).

Die soeben geschilderten Methoden der chemischen Analyse der Spermienköpfe lassen sich leicht auch unter dem Mikroskop ausführen. Diese Aufgabe stellte ich mir denn auch in erster Linie und

wählte als erstes Untersuchungsobjekt die großen und vom morphologischen Standpunkt interessant gebauten *Axolotl*-Spermien. Ich beobachtete mit der Ölimmersion die lebenden Spermien und tötete sie dann, ohne dieselben aus dem Auge zu verlieren, durch Zusatz von Alkohol-Äthergemisch oder direkt von Säure unter dem Deckgläschen, behandelte dann längere oder kürzere Zeit mit aufeinanderfolgender $^1/_2$ %iger, 1 %iger, 5 %iger, 10 %iger und endlich konzentrierter Salzsäure (bzw. H_2SO_4 oder HNO_3), dann Auswaschen mit Wasser und Behandlung mit $^1/_2$ %, 1 %, 5 %, 10 % und 35 %iger KOH-Lösung.

Da es laut Angaben der Chemiker nicht immer gleich bei der ersten Bearbeitung durch Säuren gelingt, alle Kernbasen und bei der durch KOH gleich alle Nucleinsäure zu lösen, wiederholte ich die Operation mehrmals, indem ich die Säure durch Lauge, und umgegekehrt, ersetzte. Es glückte mir während der ganzen Dauer dieser Reaktionen, mitunter mehrere Stunden hintereinander ein bestimmtes Spermium nicht aus dem Auge zu verlieren und die Form des Kopfes und Halses desselben bei jeglicher wahrnehmbaren Veränderung mit Hilfe des Zeichenapparates zu Papier zu bringen. Über die Löslichkeit des einen oder andern Kernbestandteiles in Alkohol-Äthergemisch kann ich keinerlei Angaben machen. In Frage kann nur die äußere semipermeable Membran, in welcher man das Vorhandensein von Lipoiden (Overton) vermuten könnte, kommen. Doch zeigt diese Membran eine so minimale Dicke, daß das Ausziehen des einen oder andern Bestandteiles derselben nicht durch die Beobachtung nachgewiesen werden kann.

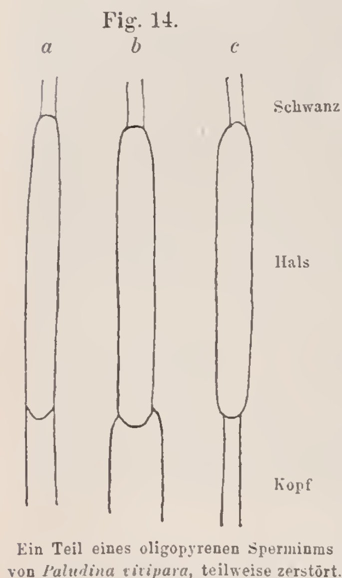
Auf die mit Alkohol-Äther fixierten *Axolotl*-Spermien übt das Wasser keinerlei Wirkung aus, und können dieselben, bei geringem Thymolzusatz zur Verhütung der Fäulniß, monatelang ohne die geringste nicht nur äußerliche, sondern auch ihren chemischen Charater betreffende Veränderung zu erleiden, im Wasser verbleiben.

Auch Mineralsäuren rufen in den mit Alkohol-Äther fixierten Spermienköpfen nur ganz minimale Veränderungen hervor. So konnte ich bei Einwirkung einer 0,1 %igen HCl-Lösung gar keine Veränderungen wahrnehmen. Eine 1 %ige HCl-Lösung läßt den am lebenden Spermium nicht erkennbaren oberflächlichen Spiralfaden zutage treten und ruft eine leichte Quellung des Kopfes hervor, die am besten an der Halsgrenze zu erkennen ist: vor Einwirkung der Säure zeigt der Hals einen dem des Kopfes gleichen Durchmesser (Textfig. 14*a*); in 1 %iger HCl quillt der Kopf an. Durch 10 %ige

HCl erzielen wir keine weiteren Veränderungen, und nur rauchende HCl, H_2SO_4 oder HNO_3 rufen eine bedeutende Quellung und Aufhellung des Kopfes hervor (Textfig. 14*b*). Doch wird der Kopf durch diese Reaktion nicht zerstört und schrumpft bei Ersetzung der rauchenden von neuem durch 1 %ige Säure rasch zusammen und wird nun viel schmäler als der Hals, wenn er auch nach wie vor seine länglich-sichelförmige Gestalt beibehält (Textfig. 14*c*); der zwar etwas zerstört erscheinende Spiralfaden tritt nun wieder deutlich an der Oberfläche hervor.

Die Schrumpfung des Kopfes unter dem Einflusse von 1%iger HCl weist darauf hin, daß sich ein Teil der Kopfsubstanzen in der rauchenden Säure gelöst hat. Wahrscheinlich werden hauptsächlich die schon durch die schwächeren HCl-Lösungen angegriffenen Nucleinbasen gelöst (Miescher ist es nicht geglückt irgend organische Basen aus dem Kopf der Amphibienspermien durch schwache Säurelösungen auszuziehen). Doch fördert wahrscheinlich auch die ebenfalls in Mineralsäuren lösliche Nucleinsäure bis zu einem gewissen Grade die Zerstörung. Da die Biondifärbung nach Einwirkung konzentrierter Salzsäure schon nicht mehr gelingt, so läßt sich der Zerstörungsgrad des Chromatins nicht mehr nachweisen. Doch kann man an gefärbten Präparaten deutlich erkennen, daß die Skelettfasern des Kopfes, sowohl der Längsfaden als zum Teil auch der Spiralfaden, ungelöst bleiben.

Fig. 14.

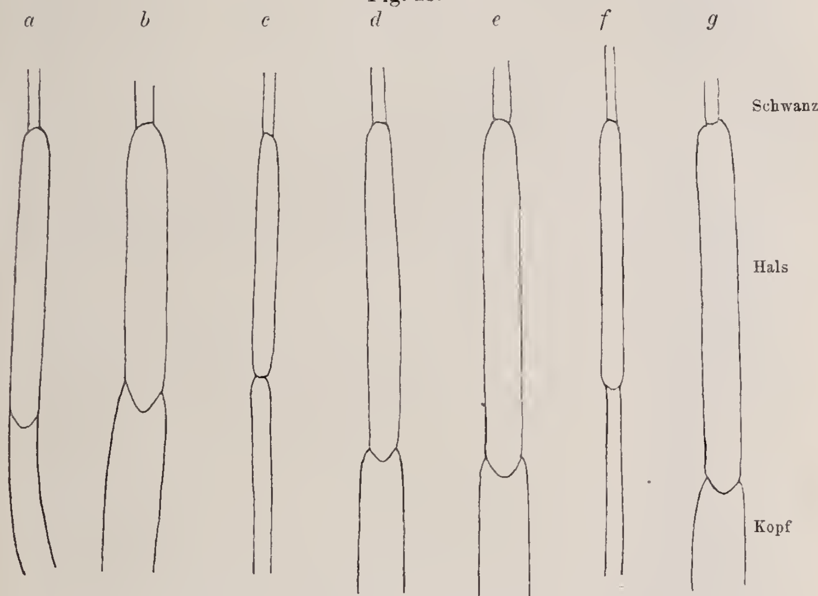


Ein Teil eines oligopyrenen Sperminms von *Paludina vivipara*, teilweise zerstört.

Die Einwirkung der Alkalilösung hat anfangs nur eine Volumenveränderung zur Folge. Schon eine 0,1%ige KOH-Lösung veranlaßt eine starke Quellung des Halses und besonders des Kopfes (Textfig. 15*b*), welche in 1%iger und 10%iger Lösung die gleiche bleibt. In sehr starken KOH-Lösungen (50%) macht sich eine bedeutende Schrumpfung des Kopfes und Halses (15*c*) bemerkbar; doch haben wir es hier mit einer reversiblen Reaktion zu tun, denn bei Übertragung in 1%igen KOH wird das frühere Volumen annähernd wiederhergestellt (15*d*); bei einer Neutralisierung erlangen Kopf und Hals ihre früheren Dimensionen der Textfig. 15a nicht wieder, und die Quellung bleibt bestehen.

Bei Behandlung mit 1%iger HCl machen sich keine Dimensionsveränderungen im Halse oder Kopf, wohl aber ein starkes Anquellen des Schwanzfadens bemerkbar (Textfig. 15*e*). In 50%iger KOH erlangen die Spermien dasselbe Aussehen wie auf Fig. 15*c* wieder, wie man aus Textfig. 15*f* ersehen kann. Die 1%ige KOH-Lösung ruft von neuem eine Quellung (15*g*) hervor, usw. Die Reaktion wird vollständig reversibel, was darauf hinweist, daß die unter dem Einflusse von KOH vor sich gehenden chemischen Vorgänge ihren Ab-

Fig. 15.



Spermien von *Siredon*, mit HCL behandelt. Vergr. c. 3500 mal.

schluß erreicht haben: alle löslichen Substanzen sind gelöst, und die Volumen- und Formveränderungen tragen nun einen lediglich physikalischen Charakter. Das nucleinsaure Salz ist wahrscheinlich vollständig in die Lösung übergegangen, und das Übrigbleibende muß wohl dem für die Spermienköpfe von *Salmo* auf 2,5% des Gewichtes berechneten, in kalten Säuren und Alkali unlöslichen Rest zugerechnet werden.

Welcher morphologische Teil des Kopfes ist nun der Auflösung unterworfen, und welcher ist auf Textfig. 14c u. 15*g* zurückgeblieben? Schon nach Einwirkung von 1%iger KOH auf die in Alkoholäther fixierten Spermien läßt sich die grüne Chromatintinktion nicht mehr erzielen. Im Stadium der Textfig. 15*g* ergeben schwache Biondi-

Fig. 16.



Ein oligopyrenes Spermium von *Paludina* teilweise maceriert, indem der Spiralfaden verflüssigt und in eine Reihe von Tropfen zerfallen ist.

lösungen (selbstverständlich nach Neutralisierung der Reaktion!) nur noch die rote Färbung der Skelettfäden, nämlich des Schwanzfadens, des Halses und des Längsfadens und Spiralfadens des Kopfes. Letzterer zeigt gewissermaßen das Aussehen einer spiralig gestrichelten, außerordentlich feinen Membran oder durchsichtigen Hülle, in deren Innerem der Längsfaden verläuft. Vom Chromatin ist keine Spur zu entdecken. Augenscheinlich haben wir im Chromatin eben die unter dem Einflusse von Alkali und Säuren lösliche nucleinsaure Basis vor uns. Die gewöhnlich eine intensive Quellung des Chromatins hervorrufende starke Biondilösung zeigt nun dieselbe Wirkung wie die schwache: die quellungsfähige Substanz ist nicht mehr vorhanden!

Das der Auflösung durch Mineralsäuren und Laugen widerstehende Spermienskelett zeigt keine einheitliche Struktur, was in erster Linie das verschiedenartige Verhalten den Säuren gegenüber bezeugt: aus dem Vergleich der Textfig. 15*e* u. 15*d* ersieht man, daß unter dem Einfluß von schwacher HCl der Achsenfaden des Schwanzes bedeutend anquillt, während Hals und Kopf dasselbe Aussehen, das sie in 1⁰/₀iger KOH zeigten, bewahren. Andrerseits ruft konzentrierte HCl in solchen Spermien, die schon mit 50⁰/₀iger KOH behandelt wurden, sehr charakteristische Veränderungen hervor. Der Spiralfaden des Kopfes wird zerstört, während alle übrigen Skeletteile unverändert bleiben (vgl. Textfig. 6*c*). Ich habe mehrere Male im Laufe vielstündiger Beobachtungen die *Axolotl*-Spermien einer abwechselnden Behandlung durch starke KOH-Lösungen, rauchende HCl, H_2SO_4 und HNO_3 unterworfen, und stets blieben die erzielten Bilder dieselben: das sich in den Längsfaden des

Kopfes fortsetzende Perforatorium, der Hals und beide Schwanzfäden bleiben ungelöst.

Die Versuche mit dem Einflusse von Säuren und Alkalien müssen auf dem Objektträger ausgeführt werden. Will man dieselben Reaktionen im Probiercylinder en masse vornehmen, so erweisen sich die Skelette als viel zu brüchig, und nur Bruchstücke derselben gelingt es zu sammeln und unter das Mikroskop zu bringen. Aus diesem Grunde sind dieselben wohl auch der Aufmerksamkeit der Chemiker entgangen, welche sich des Mikroskops zur Kontrollierung der chemischen Vorgänge bedienten. Darin liegt auch die Ursache dessen, daß es schwer fällt, die Wirkung von heißer KOH und HCl auf die Spermienskelette zu erproben. Bei Erwärmung in 20%iger KOH auf dem Objektträger konnte ich den Zerfall der größten Mehrzahl der Spermienskelette in kleine Bruchstücke konstatieren, was wahrscheinlich auf rein mechanischen Ursachen beruht. Ein Spermium blieb zufällig erhalten, und das Kopfskelett desselben blieb völlig unzerstört. Beim Kochen ist die Reaktion jedoch eine so stürmische, daß die Erklärung für das Fehlen von einigermaßen deutlich erkennbaren Skelettfragmenten wohl nicht nur in den chemischen, sondern auch in den mechanischen Prozessen zu suchen ist. Aus diesem Grunde konnte ich auch nicht genau den Stärkegrad der Säure oder Lauge bestimmen, der nötig ist, um beim Kochen die Spermienskelette aufzulösen.

Überhaupt setzt bei der Experimentierung mit Laugen und Säuren die Möglichkeit mechanischer Beschädigungen durch die starke Spannung bei Quellung des Chromatins oder selbst durch die Strömung der unter das Deckglas fließenden Flüssigkeiten der Erlangung genauer Resultate die größten Hindernisse entgegen: die von der Plasmahaut und der Chromatinmasse befreiten Spermienskelette sind äußerst fein und brüchig. Selbst bei der Quellung des Chromatins in starker Biondilösung wird der Spiralfaden, wie im dritten Abschnitt genauer dargelegt wurde, häufig zerstört, obgleich wir es in diesem Falle selbstverständlich nicht mit einer Auflösung zu tun haben. Nichtsdestoweniger gelingt es die Unlöslichkeit der Skelettfäden des Kopfes nicht nur für die *Axolotl*-Spermien, sondern auch für eine ganze Reihe andrer Tierformen nachzuweisen. So lassen sich aus den Spermien des Rochens *Raja* durch Behandlung mit schwachen HCl- und KOH-Lösungen ganze und vollständige Skelette herausmacerieren, die von dem massiven, von dem feinen Achsenfaden durchzogenen Halse, dem Längsfaden des Kopfes und zwei Schwanzfäden gebildet werden.

Auf die so befreiten Skelette üben weder rauchende HCl, noch starke KOH-Lösungen irgend welche Wirkungen aus. Lassen wir jedoch noch vor Auflösung des Chromatins in schwachen Säure- oder Ätzkalilösungen eine starke KOH-Lösung einwirken, so werden die Skelettfäden bei der Quellung des Kopfes mechanisch beschädigt, wie dies auf Textfig. 9*e* wiedergegeben ist.

Auf Taf. IV, Fig. 28*c-d* sind die Einwirkungsresultate der Lösungsstoffe auf die Spermien der Schlange *Coluber* zur Darstellung gebracht. Anfangs wurden die Spermien mit 1%iger und 10%iger H_2SO_4 behandelt, dann in 1%ige KOH gebracht. Das Chromatin des Kopfes ist vollständig gelöst, und nur Perforatorium und Schwanz sind erhalten geblieben; auf Fig. 28*c* kann man auch den Längsfaden des Kopfes erkennen; wenn wir letzteren auf Fig. 28*d* nicht mehr vorfinden, so läßt sich in diesem Falle das Fehlen desselben wohl schwerlich der Auflösung, wohl aber eher einer mechanischen Beschädigung, die ein Heranziehen des Perforatoriums an den Hals bewirkt, zuschreiben.

Bei *Parapodopsis cornuta* aus der Familie der Mysidae löst sich das Chromatin in 10%igem KOH, während das Skelett in Form des Längsfadens (Fig. 22*f*, Taf. III), dem sich bisweilen noch eine wahrscheinlich dem Spiralfaden entsprechende und wie dieser leichter als der Längsfaden zerstörbare Hülle zugesellt (Fig. 22*e*), bestehen bleibt.

Ich hatte nicht die Möglichkeit, die *Salmo*-Spermien, welche als Material für die am genauesten ausgeführten chemischen Analysen gedient haben, zu untersuchen. Doch zeigen die Spermien sämtlicher Knochenfische einen so einförmigen Bau, daß ich mich darauf beschränken werde, die Wirkung der Lösungsstoffe auf die Spermien von *Gobius ratan* (Taf. IV, Fig. 25*d-e*) zu schildern.

Nach einer einstündigen Bearbeitung mit 35%iger KOH-Lösung ist das Chromatin völlig gelöst, und es bleibt augenscheinlich nur das feste Spermienskelett, das auf Fig. 25*d* in toto dargestellt ist, übrig. Statt des Kopfes erblicken wir hier nur eine leere Hülle, welche nichts mehr von der Struktur, die noch auf Fig. 25*b* sichtbar war, erkennen läßt. Die Hülle entlang zieht sich ein intensiv färbbares Stäbchen (möglicherweise der Hals oder das Mittelstück), davor befindet sich ein ebenfalls intensiv tingiertes Körnchen (die Centriolen?), während sich ihr hinten das Skelett des Schwanzabschnittes, in dem man das Haupt- und Endstück unterscheiden kann, anschließt. An der Verbindungsstelle des Kopfes mit dem Schwanze liegt das

Schwanzkügelchen, dessen Vorhandensein bei vielen Teleostiern, Lamellibranchiaten u. a. nachgewiesen worden ist. Durch Bearbeitung dieses Skeletts mit konzentrierter Schwefelsäure wird die den Kopf umgebende Hülle zerstört, während sämtliche übrigen Abschnitte des Skeletts unversehrt bleiben.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß bei sämtlichen chemischen Analysen von Spermien das Skelett dank seiner schweren Löslichkeit nicht mit in die Analyse einbezogen wurde und daß ein großer Teil des nicht analysierbaren Restes gerade auf Rechnung eben dieses Skeletts zu schreiben ist. Ob nun gerade die Skelettsubstanz sich mit dem Begriff des Karyogens deckt, dessen Charakteristik Burian auf Grund hypothetischer Erwägungen gibt, ob gerade am Aufbau der Skelettsubstanz Eisen teilnimmt, das sind Fragen, die fürs erste wohl noch unbeantwortet bleiben müssen. Es will mir scheinen, daß sich dem Chemiker, der sich die Untersuchung der Substanz des Spermienskeletts zur Aufgabe gestellt hat, keine großen Schwierigkeiten in den Weg treten werden. Hierzu benötigt er nur ein passendes Untersuchungsobjekt zu finden. Am besten würden sich natürlich solche Spermien eignen, die einen massiven Hals, der in den Spermien vieler Amphibien und Selachier augenscheinlich den größten Teil des Gewichts des Skeletts bildet, besitzen. Durch Maceration und Auswaschen mit Hilfe der Centrifuge ließen sich vielleicht für die Analyse reine Hälse, d. h. reine Centralkörper, ausscheiden, wenn auch viele der übrigen Teile des Spermienskeletts augenscheinlich gleichfalls dem Centralkörper ihren Ursprung verdanken (Achsenfaden des Schwanzes). Ich habe versucht, mir größere Mengen von Haifisch- oder Rochensperma zu verschaffen, und ist mir dies nur zufällig, dank der ungünstigen Jahreszeit, weder in Sebastopol noch in Neapel geglückt. Ich nehme an, daß bei diesen Spermien nicht 2,4 %, wie in den Spermienköpfen von *Salmo*, sondern ein erheblich größerer Teil des Gesamtgewichts auf Rechnung des Skeletts kommt. Mir scheint, daß gerade hier das *Centralin*, d. h. die Centralkörper- bzw. Halsskelettsubstanz der Analyse am leichtesten zugänglich wäre.

Doch läßt sich schon jetzt auf Grund der vorhandenen Untersuchungen die Gruppe organischer Verbindungen, in die der Stoff des Spermienskeletts einzureihen wäre, annähernd bestimmen. Wahrscheinlich haben wir es hier mit einem Albuminoid zu tun. Cohnheim faßt in seiner »Chemie der Eiweißkörper« unter dieser Bezeichnung »eine Reihe von Eiweißkörpern, welche die Gerüstsubstanzen der Tiere bilden« (S. 269) zusammen. Hierzu gehört das

Collagen und *Elastin* der Bindegewebsfasern, des Knorpels, der Knochen usw., das *Keratin* der Hornhäute der Vertebraten, das *Fibrin* der Seide, das *Spongin* und *Conchiolin* des Skeletts verschiedener Evertebraten, die Albumoide der Linse, der Chorda und der verschiedenartigen tierischen Hüllen. All diese chemischen Substanzen »haben die physikalische Eigenschaft großer Festigkeit«... Eine andre »Eigenschaft müssen alle Gerüstsubstanzen haben, und das ist ihre vollständige Unlöslichkeit in allen tierischen Flüssigkeiten. Alle Albuminoide sind in Wasser und Salzlösungen ganz unlöslich, meist aber auch in verdünnten Säuren und Alkalien kaum löslich, sondern sie können nur durch Eingriffe in Lösung gebracht werden, die diese ihre Grundeigenschaft aufheben und von denen wir auch sonst wissen, daß alle Eiweißkörper durch sie zerstört und chemisch verändert werden« (S. 269). Cohnheim zählt die Albuminoide den kompliziertesten Eiweißkörpern zu, obwohl wir über keine genauen Angaben über ihr Molekulargewicht verfügen, doch erwecken sie »die Vorstellung, als müsse ihnen bei ihren physikalischen Eigenschaften, ihrer hohen Dichtigkeit usw. ein noch höheres Molekulargewicht zukommen als den löslichen Eiweißen« (S. 271). Aus irgend einem Grunde nimmt der Autor an, daß »die Albuminoide niemals Teile einer tierischen Zelle sind, sondern die Grundsubstanz, in welche die Zellen eingelagert sind, bilden« (S. 269), doch steht diese Annahme in direktem Widerspruch mit unsern heutigen Vorstellungen von den Bindegewebsfasern als intracellulare Gebilde. Mir scheint, daß neben dem die Hülle der Muskelfasern bildenden *Sarcolemin* und dem *Reticulin*, welches »die Gerüstsubstanz der Darmmucosa bildet«, auch das *Centralin* des Spermienhalses, mit dem die Substanzen der übrigen Elemente des Spermienskeletts vielleicht identisch sind, vielleicht aber auch nur nahestehen, in der Reihe der Albuminoide seinen Platz finden wird.

5. Die Form einiger vom normalen Typus abweichender Spermien.

Das vorliegende Schlußkapitel soll gewissermaßen einen Anhang zu meinen Untersuchungen über den Bau des Kopfskeletts der Spermien bilden. Es gibt Spermien, die im erwachsenen Zustande keinen deutlich ausgeprägten Kopf besitzen, doch läßt sich bei eingehender Untersuchung auch hier das Vorhandensein eines Kopfes nachweisen, dessen Skelett im Verein mit den andern Skelettbildungen auf die eigenartige Spermiengestalt bestimmend einwirkt. Dieser Umstand

mag zur Erklärung dessen dienen, weshalb ich mich dazu entschließe, diese Spermien in einer dem Kopfskelett der Spermien gewidmeten Untersuchung zu schildern. Um sich über den Bau der atypischen Spermien klar zu werden, werde ich hin und wieder genötigt sein, auch die vergleichend-morphologischen Fakten zu erwähnen, doch will ich bestrebt sein, mich kurz zu fassen.

1. Die Spermien der Cirripedia.

Die Spermien der Rankenfüßler wurden von E. Ballowitz (1889) eingehend beschrieben, und seitdem wird in sämtlichen Lehrbüchern, bisweilen mit einem Hinweis auf die Unwahrscheinlichkeit dieser Tatsache, meist aber ohne diese Einschränkung, angegeben, daß wir hier kernlose Spermien vor uns hätten. In seinem auf dem deutschen Anatomenkongreß 1907 verlesenen Vortrage bezeichnet E. Ballowitz[1]) diese Spermien ganz direkt als »apyrene Spermien« und vergleicht dieselben mit den kernlosen Spermien von *Paludina vivipara*, die F. Meves mit diesem Namen belegte. Die Cirripediaspermien zeigen das Aussehen langer beweglicher Fäden, die sich ihrer ganzen Länge nach in Fibrillen spalten; daraus folgert nun Ballowitz, daß das ganze Spermium hier nur dem Schwanze entspricht und des Kopfes ganz entbehrt. Er betont noch, daß bei diesen Tieren nicht oligopyrene und apyrene Spermien neben eupyrenen, wie bei *Paludina* und *Pygaera*, gefunden werden, sondern vielmehr sämtliche Spermien apyren sind« (S. 228). Der Autor erkennt »die Bedeutung dieser Befunde für die Lehre von der Befruchtung und Vererbung, will aber auf diese hier nicht eingehen« (S. 230).

In Anbetracht dessen, daß das tatsächliche Fehlen des Kerns bei sämtlichen Spermien irgend einer Tier- oder Pflanzenart all unsre heutigen Vorstellungen von der Befruchtung und Vererbung in der Tat umstoßen würde, so ist es mir eine besondere Genugtuung diese Befunde zu widerlegen. Sowohl die *Balanus*- als auch die *Lepas*-Spermien besitzen einen typischen, aus Chromatin bestehenden Kopf, der sich durch Biondilösung ebenso intensiv grün tingiert wie in allen andern Fällen (vgl. Taf. III, Fig. 20—21).

Der Irrtum Ballowitz' ist dem Umstande zuzuschreiben, daß er sich nicht spezieller Chromatinfärbungen bediente und nicht die

---

[1]) E. Ballowitz. Verhandlungen der anat. Ges. auf der 21. Versammlung in Würzburg. 1907. S. 220ff.

Entwicklung des Spermiums verfolgte, sondern nach dem üblichen Typus, der aus intensiver färbbaren Substanz bestehenden Auftreibung am Vorderende des dünnen Schwanzes, suchte. Doch bieten die Lagebeziehungen des Kopfes und Schwanzes hier große Eigentümlichkeiten. Das Spermium erscheint zusammengefaltet, wobei die Biegung in der Halsgegend zu liegen kommt, von wo aus sich zwei Fäden einander parallel nach hinten erstrecken: der Schwanzfaden und der Kopffaden. Beim lebenden Spermium stehen diese beiden Fäden miteinander in Verbindung und werden von einer gemeinsamen semipermeablen Membran umkleidet, so daß sie einen beweglichen Faden, dessen Doppelnatur sich durch nichts verrät, bilden. Bei der Färbung der lebenden Spermien in schwacher Biondilösung findet eine leichte Maceration statt, wobei der mehr oder weniger deutlich rote »Hals« (vielleicht der proximale Teil des Schwanzes), der rote Schwanzfaden und der grüne Kern ohne jegliche Spur eines Perforatoriums, deutlich zu Tage tritt (Fig. 21). Die weitere Macerierung läßt die Längsfaser des Kopfes hervortreten (Fig. 26); zuweilen zerfällt der Schwanzfaden und die Längsfaser des Kopfes in zahlreiche Fibrillen, wie dies auf den Abbildungen von Ballowitz wiedergegeben ist. Diese Spaltung des Spermiums seiner ganzen Länge nach in Fibrillen hat eben Ballowitz dazu veranlaßt, den Spermien den Kopf abzusprechen, den er an ihrem Vorderende suchte. Doch hat er ebenfalls seine Aufmerksamkeit dem zugewandt, daß der eine Faden des im Zerfall begriffenen Spermiums dunkler färbbar ist als der andre, doch konnte er ohne Zuhilfenahme deutlicherer Färbungen und ohne das Studium der Spermiogenese sich nicht über die Bedeutung dieser Beobachtung Rechenschaft geben.

Die Zusammenfaltung des Spermiums in der Grenzgegend zwischen Schwanz und Kopf bietet keineswegs einen für die Cirripedia bezeichnenden Ausnahmefall, sondern ist im Gegenteil eine bei andern Krebstieren nahestehender Gruppen, so bei den Isopoda, Amphipoda, Schizopoda, recht verbreitete Erscheinung. Von mir wurden die Spermien der Assel, die von *Idotea*, *Sphaeroma*, *Gammarus* und verschiedener Mysidae untersucht; auf Fig. 22 u. 23, Taf. III gebe ich den Bau zweier im Schwarzen Meer lebenden Vertreter der letzteren Gruppe wieder: *Parapodopsis cornuta* und *Protosiriella*: bei beiden Formen sind die außerordentlich langen, unbeweglichen Schwanzfäden, die augenscheinlich von einer Chitinhülle umgeben werden, nur teilweise zur Darstellung gebracht. Bei allen von mir untersuchten Arten besteht der kurze (Kopf-) Schenkel der Spermien, vom

proximalen Ende angefangen, 1. aus einem deutlich ausgeprägten Perforatorium, das bei *Protosiriella* eine besonders starke Ausbildung erlangt, den größten Teil des Kopfes bildet und bei Herabsetzung des osmotischen Druckes die Tendenz zeigt, sich zu einer Kugel zusammenzuballen (Fig. 23*b*); 2. dem Chromatinteil des Kopfes, dessen längliche Gestalt durch die auf Fig. 22*f* und 23*f* wiedergegebene Längsfaser bedingt wird; 3. einem intensiv rot färbbaren Körnchen — wahrscheinlich wohl dem proximalen Centralkörper — (Fig. 22*a* und 23*a*); und 4. einem die Biegungsstelle einnehmenden Abschnitt, den ich am liebsten der Schwanzblase der Decapodenspermien vergleichen möchte; von diesem letzteren Abschnitt zieht sich, dem kurzen Kopfschenkel parallel, der unbewegliche Schwanzfaden, welcher den Kopf an Länge mehrfach übertrifft.

Es ist hier nicht der Platz, mich mit der Schilderung der Spermiogenese der Mysidae zu befassen, welche die eben dargelegte Erklärung des Bauplanes der erwachsenen Spermien bestätigt und die Möglichkeit einer Vergleichung zwischen den Decapodenspermien und denen der Mysidae eröffnet. An dieser Stelle nimmt nur die Übereinstimmung der Spermien der Mysidae und der Cirripedia meine Aufmerksamkeit in Anspruch. Die Zusammenfaltung ist in beiden Fällen die gleiche, doch haben bei den Cirripedia beide Spermienabschnitte annähernd dieselbe Länge, sind miteinander durch die gemeinsame semipermeable Membran zu einem Faden vereinigt und sind beweglich. Auf Fig. 22*e* u. *f* sind die Spermienskelette von *Mysis* nach Bearbeitung mit Alkalien und Säuren und nach völliger Auflösung des Chromatins und der flüssigen Protoplasmabestandteile abgebildet.

2. Die Spermien der Turbellarien.

Die Spermien der Turbellarien weichen noch stärker von dem gewöhnlichen Typus ab als die der Cirripedia, und erschienen dieselben den meisten Forschern, welche ihnen ihre Aufmerksamkeit zuwandten, noch rätselhafter als die Decapodenspermien. Nachdem ich den Bau und die Entwicklungsgeschichte dieser letzteren untersucht hatte, war es natürlich, daß die Aufgabe, die Struktur der Turbellarienspermien aufzudecken, viel Anziehendes für mich hatte. G. Retzius, der den Bau derselben bei einigen, zum Teil unbestimmten Arten beschrieben hat, drückt sich über die eine von ihm geschilderte Form folgendermaßen aus: »Keine Abgrenzung in die gewöhnlichen Spermienstücke, keine Centralkörper usw. Man

steht vor diesen Spermien ratlos, und ich will keine weiteren Hypothesen über ihre Organisation und deren Bedeutung machen«. Über eine andre von der typischen stark abweichende Form schreibt RETZIUS; »Auch bei diesen Spermien kann man unsicher darüber sein, was vorn oder hinten, bzw. Kopf und Schwanz usw. Bestimmte Abgrenzungen der verschiedenen repräsentativen Stücke fehlen auch hier« (G. RETZIUS, Die Spermien der Turbellarien, aus Biologische Untersuchungen, Bd. XIII, S. 42 u. 43, Stockholm, 1906). Zwar schildern LUTHER (Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 77, 1904) und BÖHMIG (Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1906, Bd. 81) die Spermiogenese einiger Turbellarien, und ihre Beschreibungen lassen deutlich hervorgehen, daß diese Spermien sowohl einen Kopf als auch einen Centralkörper und einen Schwanz aufweisen. Trotzdem stellte E. BALLOWITZ auf dem letzten Kongreß deutscher Anatomen die Behauptung auf, die Turbellarienspermien seien ebensolche kernlose apyrene Spermien wie die der Cirripedia. Der auf dem Kongreß anwesende LUTHER verwies (wie aus den Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der Versammlung in Würzburg 1907 ersichtlich) den Referenten auf seine Arbeit und die BÖHMIGS, wo das weitere Schicksal des Kerns während der Entwicklung dieser Spermien geschildert wird. Doch erschienen diese Untersuchungen E. BALLOWITZ nicht überzeugend genug, und er besteht in seiner neuesten, mit Tafeln versehenen Arbeit über die Turbellarienspermien (Archiv für mikr. Anatomie 1907, Bd. 71,1) auf seiner kurz vorher ausgesprochenen Meinung über die Kernlosigkeit der Turbellarienspermien. Über die Arbeiten LUTHERS und BÖHMIGS äußert er sich dahin: »diese beiden spermatogenetischen Arbeiten bringen meiner Ansicht nach noch keine befriedigende Erklärung meiner Befunde an dem reifen Spermium und fordern zu weiteren eingehenden Studien über die Entwicklung dieser interessanten Gebilde bei den Turbellarien auf« (S. 20).

Ich habe die lebenden Spermien und die Spermatogenese, letztere zum Teil ebenfalls an lebenden Spermatiden, zum Teil an Schnitten vieler Turbellarienarten sowohl des Schwarzen, als auch des Mittelländischen Meeres[1]) untersucht. Die von mir studierten Turbellarienspermien zeigen in ihrer Organisation zwei scharf von

[1]) Leider muß man die lokalen Formen vom systematischen Standpunkte studieren, um imstande zu sein ihre Art zu bestimmen. Es ist unschwer zu begreifen, weshalb RETZIUS die von ihm untersuchten Formen nicht mit dem Artennamen, sondern durch die Buchstaben *A*, *B*, *C*, *D* bezeichnet. Besonders schwer fällt die Bestimmung der Rhabdocoela des Schwarzen Meeres. Noch vor

einander abgegrenzte Typen. Der eine Spermientypus (*Polyclades*: Leptoplana und Stylochus und *Acoela*: Aphanostoma, Darwinia, Convoluta, die auf der Scholle parasitierende Triklade) nähert sich seiner äußeren Form nach am meisten den Trypanosomen, mit dem Unterschiede, daß statt einer, zwei undulierende Membranen vorhanden sind, die sich die ganze Länge des abgeplatteten Körpers entlang ziehen, wobei jedoch beide Enden frei bleiben. Vor der Erklärung eben dieser Spermien blieb RETZIUS »ratlos« stehen. Den zweiten Spermientypus habe ich an *Procerodes segmentatus* und *Monotus* studiert; hier setzt sich das Spermium aus drei, an einem Ende untereinander in Verbindung stehenden Fäden zusammen, von denen der eine sich von den beiden andern, in Form von kontraktilen Geißeln auftretenden, durch größere Beweglichkeit und Dicke unterscheidet. Diesen Spermientypus untersuchte E. BALLOWITZ, welcher alle drei Fäden als Schwanzfäden anspricht, da sich dieselben bei seiner Färbungsmethode ganz gleich tingieren und alle auf ganz gleiche Weise in Fibrillen zerfallen. Mit der Beschreibung eben dieses Spermiums will ich beginnen.

Fig. 15*e*, Taf. III stellt ein nach BIONDI gefärbtes reifes Spermium von *Procerodes* dar. Der Unterschied zwischen den drei Fäden tritt deutlich hervor, so daß kaum noch die Möglichkeit vorliegt, den Kopfcharakter des mittleren dickeren Fadens anzuzweifeln. Letzterer zeigt das Aussehen eines schwach spiralig gewundenen Chromatincylinders. Die beiden feineren Fäden müssen als Geißeln gedeutet werden. Die Übereinstimmung mit den im vorhergehenden Abschnitt beschriebenen Krebstierspermien ist eine in die Augen fallende: hier und dort haben wir dieselbe Zusammenfaltung des Spermiums an

---

kurzem erschien diese Aufgabe nicht so kompliziert, da man dabei hauptsächlich auf die Monographie der Sebastopoler Turbellarien von E. PEREJASLAWZEWA angewiesen war. Doch weigerte sich v. GRAFF, der in Sebastopol nach dem Tode der PEREJASLAWZEWA arbeitete, die Arbeit der letzteren anzuerkennen, stieß nahezu alle von ihr aufgestellten Arten um und stellte neue auf. Nur ein völlig unparteiischer dritter Fachmann könnte endlich die Frage lösen, auf wessen Seite das Recht in diesem Streite ist. Dem Nichtfachmann ist es nun aber beinahe unmöglich, die Sebastopoler Turbellarien zu bestimmen. Die von mir angeführten Bezeichnungen entnehme ich zum Teil der Arbeit der PEREJASLAWZEWA, zum Teil derjenigen GRAFFS, und kann ich nur mit dieser Einschränkung das folgende Verzeichnis anführen: *Aphanostoma pulchella* PER., *Darwinia albomaculata* PER., *Convoluta confusa* GRAFF, *Macrorhynchus sp.*, *Monotus sp.*, *Procerodes segmentatus*, *Leptoplana*, *Stylochus*. Außerdem noch eine Reihe von unbestimmten Arten, unter andern auch eine scheinbar neue Tricladenspecies, die parasitisch auf der Haut der Scholle (Rhombus) lebt.

der Stelle, die ich mit der Schwanzblase bei den Decapoden verglich. Der Unterschied liegt nur darin, daß wir hier statt des einen dem Kern parallel nach hinten verlaufenden Schwanzfadens, zwei solche freie Fäden vor uns haben. Bei *Monotus* (Fig. 17, Taf. III) finden wir dieselbe Organisation wieder, doch mit einem für uns nicht überraschenden Detail: der Kopf wird hier von einem spiralig gewundenen Skelettfaden umgeben.

Daß meine Deutung der Struktur des reifen Spermiums durchaus berechtigt ist, beweist auch die Entwicklungsgeschichte des letzteren. Fig. 15 *a-d*, Taf. III veranschaulicht den Entwicklungsgang des *Procerodes*-Spermiums. Hier läßt sich die allmähliche Verwandlung des Kerns verfolgen, ja sogar Spuren des spiralig gewundenen Fadens lassen sich erkennen (*d*). Die Geißeln haben entwicklungsgeschichtlich zu den Centralkörpern Beziehung (*a*). Über die Bedeutung des die drei Fäden miteinander verbindenden Stachels bin ich mir nicht ganz klar; möglicherweise haben wir darin die Schwanzblase, wie bei den Mysidae, zu suchen, vielleicht aber das aus der Centrotheke (Idiozom), welche, statt an das proximale Kopfende überzuwandern, seine Lage in der Nähe der Centralkörper bewahrt hat, entstandene Perforatorium.

Um die Spermiogenese zu verfolgen, ist es keineswegs notwendig sich gefärbter Präparate zu bedienen. Auf Fig. 34 *a-h* ist die Spermiogenese von *Monotus* nach lebenden Objekten zur Darstellung gebracht, und wir können dieselben Prozesse, welche wir bei *Procerodes* vor sich gehen sahen, auch hier wiederfinden. Fig. 34 *h* weicht nur insofern von dem reifen Spermium der Fig. 17 ab, als hier am proximalen Ende des Kopfes noch ein Protoplasmaklümpchen erhalten geblieben ist. Der spiralig gewundene Faden, den wir am lebenden reifen Spermium vergebens suchen, ist in früheren Entwicklungsstadien (Fig. 15 *f* u. *g*) leicht erkennbar.

So weicht dieser Spermientypus nur in zwei Beziehungen von dem gewöhnlichen ab: erstens ist das Spermium hier, wie bei den Cirripedia, Isopoda, Amphipoda und Schizopoda, in der Mitte zusammengefaltet, und zweitens begegnen wir hier nicht einem, sondern zwei Schwanzfäden. Doch darf letzterem Umstande keine allzugroße Bedeutung beigemessen werden, da ja bei vielen normalen flagellatenförmigen Spermien der Schwanz sich als aus zwei umeinandergewundenen Fäden bestehend erweist (Coleoptera, Selachii).

Äußerst interessant erscheint es, die Verwandlung dieses Spermientypus in die trypanosomaähnlichen Spermien bei *Leptoplana*, *Aphano-*

stoma u. a. zu verfolgen. Auf den ersten Blick könnte man den Unterschied für sehr tiefgehend ansehen. Fig. 32, Taf. V stellt ein reifes, nach dem Leben gezeichnetes Spermium von *Darwinia* dar. Es fällt außerordentlich schwer, auf der Zeichnung die feinen Biegungen des Spermiums selbst und die sich an dessen Seiten hinziehenden, in beständiger wellenförmiger Bewegung begriffenen zarten undulierenden Membranen wiederzugeben. Die Spermienachse erscheint stark verdickt und zeigt eine deutliche Querstrichelung. Schon die übliche Biondifärbung bietet uns zur Erklärung der Struktur gewisse Anhaltspunkte. Auf Fig. 16*b*, Taf. III ist ein Spermium von *Aphanostoma pulchella* dargestellt, welches sich im Leben nur wenig von einem *Darwinia*-Spermium unterscheidet, wie aus Fig. 36*c* u. *d* (lebendes Spermium von *Aphanostoma*, Flächen- und Seitenansicht) ersichtlich. Die axiale Verdickung entspricht sicher dem Kern. Die seitlichen undulierenden Membranen werden von zwei Randskelettfäden gestützt. Der fadenförmige Kern zeigt bei Veränderung des osmotischen Druckes die Tendenz sich zu einer Kugel oder einem Ellipsoid zusammenzuballen, wie dies auf Fig. 36*d* wiedergegeben ist, wobei zuweilen der dasselbe umwindende spiralige Skelettfaden deutlich zutage tritt. Noch klarer wird die Struktur an leicht macerierten Spermien von *Darwinia* (Fig. 18, Taf. III) und *Leptoplana* (Fig. 19, Taf. III). Der eine axiale Stellung einnehmende Kern und die beiden Randfäden lassen an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig. Auch die Querstrichelung ist gut sichtbar, und die Annahme erscheint durchaus berechtigt, daß die Ursache derselben in einem spiraligen Skelettfaden zu suchen ist, welcher jedoch nicht mit dem selbständigen, den Kern umwindenden Spiralfaden zu verwechseln ist (Fig. 36*d*).

So kann man denn auch hier nicht von einem Fehlen des Kerns reden. Doch wie läßt sich dieses Spermium mit andern Spermien in Beziehung bringen? Die Antwort auf diese Frage ist in der Spermiogenese zu suchen.

Bei allen drei besprochenen Arten haben die jungen Spermatiden das Aussehen kugeliger Zellen mit einem ebenfalls kugeligen Kern und zwei nach hinten ragenden Schwanzfäden, wie bei *Procerodes* und *Monotus*. Nach und nach beginnt vor dem Kern ein Stachel hervorzuwachsen, der an den bei *Procerodes* und *Monotus* den Kernfaden mit den beiden Schwanzfäden verbindenden Stachel erinnert. Fig. 33, Taf. V stellt eine Spermatide von *Leptoplana* dar, in deren Centrum wir den ovalen Kern, dem sich vorn der lange Stachel

und nach hinten die beiden freien Schwanzfäden anschließen, erkennen. Eine ebensolche Spermatide von *Aphanostoma* ist auf Fig. 36*a* wiedergegeben. Nach und nach beginnt auch der Kern sich in die Länge auszudehnen. Fig. 36*b* entspricht der nach einem gefärbten Präparat entworfenen Fig. 16*a*, Taf. III: der grüne Kern zeigt das Aussehen eines kurzen Stäbchens, vorn schließt sich demselben der rosa Stachel, hinten ein von den basalen Teilen der nach hinten frei endenden Schwanzfäden umfaßter Protoplasmatropfen an. Diese Fäden nehmen wie bei den bereits besprochenen Spermien von *Monotus* und *Procerodes* an der Anheftungsstelle des Stachels an den Kopf ihren Ursprung. Auf Fig. 16*a* hat sich an der linken Seite die Basis des Schwanzfadens vom Kopf abgelöst, während er sich an der rechten Seite innig an denselben anschmiegt und nicht zu erkennen ist.

Im Laufe der weiteren Entwicklung des Spermiums halten die Fäden in ihrem Wachstum inne, während der Kopf sich zwischen ihnen nach hinten in die Länge dehnt, wobei sich ihm die ursprünglich freien Geißeln adhärieren. Die Skelettfäden derselben werden nun zu den Randfäden der undulierenden Membranen.

Eine interessante Abweichung vom eben geschilderten Typus begegnen wir bei *Macrorhynchus.* Die reifen Spermien besitzen hier nicht wie bei *Darwinia* u. a. zwei, sondern nur eine sich über die ganze Länge des Spermiums hinziehende undulierende Membran, während die Spermatide zwei selbständige Schwanzfäden (Fig. 35*a*, *b*, Taf. V) aufweist. Doch adhärieren die Fäden beim Auswachsen des Kopfes nicht an beiden, sondern vereinigen sich an einer Seite. Dies ist der Grund, weshalb das reife Spermium nur eine einzige undulierende Membran aufweist, deren Randfaden bei günstiger Färbung seine Doppelnatur offenbart (Fig. 14*b*, Taf. III).

Der Umwandlungprozeß der freien Geißeln des *Procerodes*-Spermiums in die undulierenden Membranen bei *Darwinia* u. a. muß als äußerst überzeugende Illustration für die Bestimmung des Zellskeletts angesehen werden. Sowohl dem einen als auch dem andern Gebilde liegen identische Skelettfäden zugrunde: sind die Fäden frei und von einer besonderen Protoplasmahaut überzogen, so haben wir es mit Geißeln zu tun, haften sie dagegen dem Kopfe an, so spannen sie das Protoplasma an beiden Seiten desselben an und werden so zu den Randfäden der undulierender Membranen.

Oben verglich ich die *Darwinia*-Spermien mit Trypanosomen, und dieser Vergleich beruht nicht nur auf der äußeren Ähnlichkeit, sondern

auf einer tiefgehenden Übereinstimmung im Bau des Zellskelettes. Bei *Trypanosoma* werden die undulierenden Membranen ebenfalls von einem Skelettrandfaden gestützt und verdanken augenscheinlich gleichfalls einer dem Zellkörper adhärierenden Geißel ihren Ursprung. Bei einem andern Vertreter der Flagellaten, *Trichomonas lacertae*, begegnen wir ebenfalls einer von einem Randfaden gestützten undulierenden Membran, während der nächste Verwandte dieser Form, *Trichomastix lacertae*, statt mit einer undulierenden Membran mit einer freien Schleppgeißel ausgestattet ist. M. Hartmann meint in seinem Praktikum der Protozoologie (1907): »der Randfaden von *Trichomonas* entspricht der Schleppgeißel von *Trichomastix*, die hier zum größten Teil mit dem Körper in Verbindung bleibt und so zur Bildung der undulierenden Membran führt« (S. 119).

Genau ebenso kann auch die undulierende Membran bei *Darwinia* aus den freien Geißeln von *Procerodes* abgeleitet werden.

3. Die Spermien der Spinnen.

Es ist bereits längere Zeit bekannt (Jul. Wagner, 1896, H. Bösenberg, 1905), daß die Spermien der *Arachnoidea* höchst eigentümliche regressive Entwicklungsprozesse durchmachen. Die in den Testikeln befindlichen Spermien sind ganz nach dem normalen Typus gebaut; sie besitzen einen langen cylindrischen, mit einem Perforatorium, einem Längsfaden und zwei Spiralfäden versehenen Kopf, und einen kontraktilen Schwanzfaden, welcher vom Kopf durch ein die Stelle des Halses einnehmendes Protoplasmabläschen getrennt wird (vgl. Taf. I, Fig. 4*c* u. 5*a*). An der vollen Ausbildung des Spermiums fehlt nur noch die Ablösung des Protoplasmabläschens und die endgültige Entwicklung des Halses. Statt dessen quillt das Halsbläschen auf, der Kopf und der Schwanz umschlingen dasselbe, und das Spermium verwandelt sich in ein eiförmiges oder kugelförmiges, von einer festen Hülle umkleidetes Gebilde (vgl. Taf. I, Fig. 4*g* u. 5*b*). In den Samenleitern stoßen wir nur auf solche eiförmige Spermien. Bei den meisten Spinnenarten führt das Spinnenmännchen seine Palpe in den Samenleiter ein und saugt die eiförmigen Spermien hinein. Bei der Begattung wird die Palpe in die Geschlechtsöffnung des Weibchens eingeführt.

Die eigentümlichen Abweichungen im Begattungsakt lassen uns die Zweckmäßigkeit der festen Spermienhülle begreifen, welche mechanische Beschädigungen der Spermien während des Einsaugens

in die Palpe und des Ausspritzens aus derselben verhüten. Es fragt sich aber, zu welchem Zweck das Spermium, bevor es die Gestalt einer kugeligen Zelle, in welcher die Färbung einen mehr oder weniger rundlichen Kern differenziert, annimmt, hier erst als komplizierte Geißelzelle auftritt. Sollten wir hier etwa eine glänzende Illustration des »biogenetischen Grundgesetzes« vor uns haben: die Ontogenese wiederholt die Phylogenese, und die beim erwachsenen Spermium verschwindenden Organe erreichen trotzdem ihre volle Ausbildung während früherer histogenetischer Stadien?

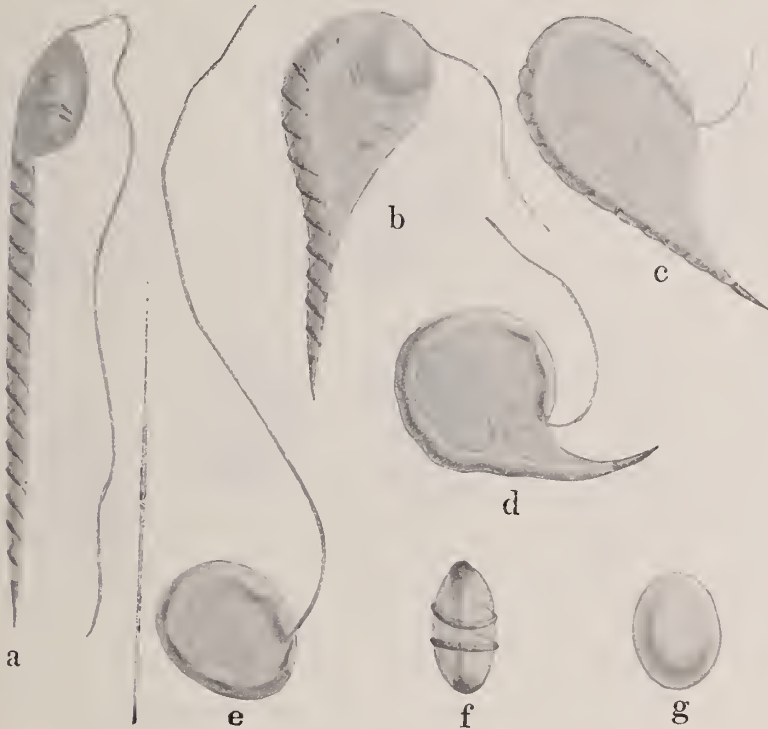
Beim Studium der Spermiogenese in den Testikeln dreier Spinnenarten — *Opilio*, *Agalena* und *Pardosa* — bin ich zur Überzeugung gelangt, daß hier im Laufe der Histogenese keinerlei Degenerationsprozesse mitspielen. Es liegt gar kein Grund für die Annahme vor, daß irgend ein in frühen Entwicklungsstadien angelegtes Organ im Laufe der weiteren Entwicklung verschwindet. Die Umwandlung des flagellatenförmigen Spermiums in das eiförmige Gebilde ist lediglich als einer Encystierung gleichbedeutend anzusehen.

Auf Textfig. 17 u. 18 gebe ich den Encystierungsvorgang bei *Opilio* und *Agalena* wieder; keine der Abbildungen ist schematisiert, und stellen dieselben eine genaue Wiedergabe der lebenden Spermien dar. Auf Fig. 17*a* sehen wir ein dem normalen Typus am nächsten stehendes Spermium. Nur selten gelingt es, an einem lebenden Objekt bei einer andern Art mit solcher Deutlichkeit die Spiralfäden des Kopfes zu erkennen, wie hier. Bemerkenswert ist das Protoplasmabläschen in der Halsgegend. Ähnliche Bläschen — Reste des Protoplasmakörpers der Spermatide, — lassen sich häufig während der Spermiogenese beobachten, doch lösen sie sich im Laufe der weiteren Entwicklung meistens ab. Hier tritt diese Ablösung nicht ein, sondern das Halsbläschen fängt im Gegenteil an auszuwachsen.

Doch läßt sich der beginnende Prozeß eigentlich nicht als Auswachsen bezeichnen, da während desselben keine Volumenvergrößerung stattfindet. Das Spermium wird natürlich von einer flüssigen Plasmahaut umkleidet, und diese wie gewöhnlich sich ununterbrochen von einem Abschnitt zum andern erstreckende Membran beginnt nun sich zusammenzuziehen, was den Eindruck erweckt, als habe sich unter dem Einflusse irgendwelcher innerer Ursachen die Oberflächenspannung derselben gesteigert. Wir wissen, welche Erscheinungen die Steigung der Oberflächenspannung der semipermeablen Membran unter dem Einflusse äußerer Ursachen in hypotonischen Lösungen hervorruft. Infolge der Plasmolyse überwindet die durch die Quellung des

Spermiums angespannte Membran den Widerstand des festen Skeletts und läßt das Spermium Kugelform annehmen. Doch die Oberflächenspannung der semipermeablen Membran kann auch durch chemische Veränderungen ihrer Substanz gesteigert werden, und das Resultat bleibt dasselbe, d. h. es findet ebenfalls ein Kugeligwerden, und zwar ohne Volumenvergrößerung statt. Wenn wir unsre Aufmerksamkeit

Fig. 17.

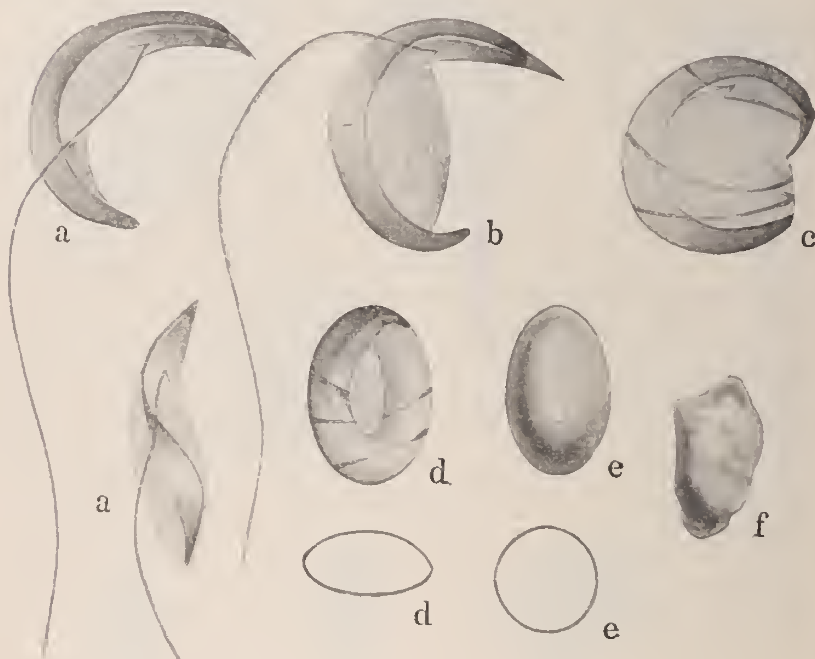


Die Encystierung des Spermiums von *Opilio*. Vergr. c. 3500 mal.

der Reihe von Veränderungen auf Textfig. 17 zuwenden, so sehen wir auf *b* den Anfang der Kontraktion. Die semipermeable Membran hat sich an der einen Seite des Kopfes abgehoben, wodurch die eine Hälfte desselben sich halbringförmig zusammengebogen hat; die Skelettfäden haben bei diesem Vorgange keineswegs gelitten. Auf Textfig. 17*c* u. *d* ist die Kontraktion der semipermeablen Membran noch weiter vorgeschritten, und der Kopf biegt sich nach und nach ringförmig zusammen wie auf Textfig. 17*e*. Diese Kontraktion wird nicht nur von keiner Volumenvergrößerung begleitet, wie bei der

Plasmolyse, sondern es findet im Gegenteil eine Volumenverminderung statt; das Wasser wird unter der semipermeablen Membran herausgestoßen, womit wohl der Umstand in Zusammenhang steht, daß die Skelettfäden allmählich undeutlicher werden; doch auch auf Textfig. 17*e* läßt sich deren Existenz nicht bezweifeln. Auf Textfig. 17*f* hat sich auch der Schwanzfaden um das ellipsoidale Spermium geschlungen. Das Volumen dieses Körpers nimmt noch eine Zeitlang

Fig. 18.



Die Encystierung des Spermiums von *Agalena labyrintica*. Vergr. c. 3500mal.

ab, worauf die Ausscheidung einer festen, glänzenden Hülle an der Oberfläche stattfindet, unter welcher die innere Struktur vollständig verborgen bleibt. Das auf Textfig. 17*g* abgebildete Spermium ist bereits dem Samenleiter entnommen. Beim Kochen solcher Spermien in Lauge lösen sie sich nicht auf. Die Cyste besteht hier augenscheinlich ebenso wie die Schwanzkapsel des Decapodenspermiums aus Chitin.

Auf Textfig. 18 können wir denselben Vorgang bei *Agalena labyrinthica* verfolgen. Textfig. 18*a*-a^1 stellt ein lebendes Spermium von der Seite (bzw. von hinten) vor Beginn des Kontraktionsprozesses

dar. Die eigentümliche Gestalt des Kopfes (eine in eine Schraubenwindung gewundene Sichel) wird durch den im lebenden Spermium unsichtbaren, auf Fig. 5*a*, Taf. I tingierten Längs- und Spiralfaden bedingt. Der Schwanzfaden geht vom vorderen Drittel des Kopfes, unweit vom Perforatorium ab. Eine ziemlich bedeutende Protoplasmamasse umhüllt die beiden hinteren Drittel des Kopfes. Den Beginn der Kontraktion der semipermeablen Membran sehen wir auf Textfig. 18*b*. Auf Textfig. 18*c* hat sich auch der Schwanzfaden um den Kopf gewunden. Bei der von einer Abnahme des Volumens begleiteten weiteren Kontraktion (18*d* u. *e*) nimmt das Spermium erst die Gestalt eines abgeplatteten Ellipsoids und dann die eines Drehungsellipsoids an (d^1 u. e^1 stellen Querschnitte dar). Textfig. 18*f* endlich gibt eine in KOH ausgekochte Spermienhülle wieder.

Die Übereinstimmung des geschilderten Vorganges mit den im zweiten Kapitel beschriebenen gewöhnlichen plasmolytischen Erscheinungen in den Spermien ist in die Augen fallend. Der einzige Unterschied, die Abnahme des Volumens statt der Vergrößerung desselben, läßt sich dadurch erklären, daß die Steigerung der Oberflächenspannung hier durch innere Ursachen, wahrscheinlich durch chemische Veränderungen in der semipermeablen Membran, veranlaßt wird. Die plasmolytische Reaktion ist bekanntlich reversibel. In der Eigenart des für die Spermien geschilderten Vorganges sind keinerlei Ursachen, die eine Irreversibilität der Reaktion veranlassen könnten, vorhanden. Unwillkürlich drängt sich uns die Voraussetzung auf, daß ein solcher Moment eintreten muß, daß die das zusammengerollte Spermium umschließende Cyste springt, die Oberflächenspannung der semipermeablen Membran sinkt und das Spermium dank den elastischen Eigenschaften seines unbeschädigten Skeletts seine ursprüngliche Gestalt wiedergewinnt.

Ein solches Aufrollen des Spermiums muß man naturgemäß bei der Befruchtung erwarten, und ich habe nicht wenig Mühe darauf verwandt, den Zustand des Spermiums im Receptaculum seminis des Weibchens zu bestimmen. Viele Dutzend Weibchen verschiedener Spinnen habe ich während der Sommer- und Herbstmonate untersucht, doch vergebens; während der Geschlechtsreife erwiesen sich die Receptacula seminis als leer. Ich hatte meine Nachforschungen bereits aufgegeben und beschlossen, dem Beispiel meiner Vorgänger folgend, mich in meiner Arbeit auf einen einfachen Hinweis auf die Wahrscheinlichkeit dessen zu beschränken, daß sich das Spermium vor der Befruchtung aufrollt. Doch stieß ich im Oktober dieses Jahres,

als die vorliegende Arbeit bereits ihren Abschluß erreicht hatte, zufällig auf ein Spinnenweibchen einer mir unbekannten Art und fand des Receptaculum desselben von Spermien angefüllt. Ein Teil dieser Spermien war noch incystiert, während die andern, in ihrem Bau den *Agalena*-Spermien (Textfig. 18*a*-*a*¹ und Taf. I, Fig. 5*a*) äußerst ähnlichen, sich mit Hilfe ihrer Geißel rasch vorwärtsbewegten. Vor meinen Augen sprangen mehrere Cysten und die Spermien liefen aus denselben heraus. So fand denn meine Hypothese völlige Bestätigung; der Prozeß der Spermiogenese bei den Spinnen kann als sehr überzeugende Illustration der Bestimmung des Zellskeletts dienen.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren sind mit dem Abbéschen Zeichenapparat, Ob. Zeiss, Immers. 2 mm, Tubuslänge 17 mm. Comp. Oc. 18 oder 6 (Vergrößerungen c. 3500 ev. c. 1400 mal!) in Tischhöhe entworfen. Fast überall ist nur der Spermiumkopf allein oder mit dem Ursprungsteil des Halses ev. des Schwanzes abgebildet.

Tafel I.

Alle abgebildeten Spermien sind mit der Biondi-Lösung gefärbt. Vergr. ca. 3500 mal.

Fig. 1. Reife Spermien von *Lumbricus*. *a* nach der Behandlung mit Osmiumsäuredämpfen; *b—d* direkt mit einem stärkeren Biondi-Gemisch gefärbt.

a. Die Gestalt ist fast unverändert geblieben; die Spirale ist nur an wenigen Stellen der Längsfaser gar nicht zu sehen.

b. Der Spermiumkopf ist mäßig gequollen; die Spirale ist fast vollständig gefärbt, die Spiralfaser unmerklich.

c. Die Spirale ist zerfallen, die Längsfaser, welche schwach gekrümmt ist, gut gefärbt.

d. Die Längsfaser ist abgesprungen und gestreckt. Die stark gequollene Chromatinmasse, deren cylindrische Gestalt durch die fast intakt gebliebene Spirale bestimmt wird, macht drei volle Windungen um die Längsfaser herum.

Fig. 2. Reife Spermien von *Aurelia aurita*. *a—c* mit Osmiumsäuredämpfen behandelt; *d—e* ein und dasselbe Spermium mit Sublimat fixiert und in einem starken Biondi-Gemisch in der Untersuchungszeit allmählich gequollen; *f* nach der Osmirung mit 1% KOH behandelt.

a. Die Gestalt ist fast unverändert geblieben; die Chromatinkugel mit einer dünnen rotgefärbten Schicht bedeckt.

b. Der mäßig gequollene Kopf liegt *en face*: die Längsfaser und ein ringförmiger Centralkörper (?) gut zu sehen; die semipermeable Membran in der Halsgegend blasenartig geschwollen.

c. Eine seitliche Ansicht des stark gequollenen Kopfes; die Chromatinmasse hat tropfenartige Gestalt angenommen und hängt auf der distalen Hälfte der Längsfaser auf.

d und *e*. Die Chromatinmasse schwillt allmählich bis zur Kugelgestalt; die Längsfaser wird damit gekürzt; merkliche Reste der zerfallenen Spirale sind zu sehen.

Fig. 3. Reife Spermien von *Formica*. *a* und *f* nach der Behandlung mit Osmiumsäuredämpfen, andre Spermien direkt mit dem mehr oder weniger stark angesäuerten Biondi-Gemisch gefärbt. *c* vorher eine Zeitlang in destilliertem Wasser geblieben.

a. Ein intaktes Spermium.

b. Die Chromatinmasse stark gequollen, das Skelett unsichtbar. Der Schwanz in drei Fasern zerfallen.

c. Der Schwanz bei Plasmolyse tropfenartig geschwollen; das Kopfskelett, welches aus einer Längsfaser und einer Spirale gebildet ist, gut zn sehen.

d. Starke Quellung; die Spirale allein gefärbt.

e. Die proximale Hälfte des Kopfes ist stark gequollen, die distale aber fast intakt geblieben; in dieser sieht man die Spirale, in jener die Längsfaser.

f. Die Längsfaser ist wellenartig gekrümmt und hat deswegen eine sichelförmige Gestalt des Kopfes verursacht.

g und *h*. Die Spirale ist wahrscheiulich sehr beschädigt; die Chromatinmasse ist mit breiten Windungen der Längsfaser umwickelt.

Fig. 4. Spermatiden (*a* und *b*), unreife (*e—f*) und ein reifes Sperminm (*g*) von *Opilio*. *f* nach der Behandlung mit angesäuerter 6%iger Lösung vom Trikaliumcitrat; andre direkt mit der Biondi-Lösung gefärbt.

a und *b*. Allmähliche Verlängernng der Längsfaser bei der Entwicklung der Spermatide.

c. Beide Spiralen sind normalerweise in gleichen Abständen geteilt.

d. Die Spiralen sind gepaart, die Längsfaser geradegestreckt.

e. Die Spiralen sind ganz zerfallen, der Chromatintropfen hängt auf dem distalen Teile der Längsfaser an.

f. Eine Spirale ist kürzer als die andre geworden nnd hat eine schraubenartige Gestalt der Chromatinmasse vernrsacht.

g. Ein reifes encystiertes Spermium aus dem Samenleiter.

Fig. 5. Ein unreifes (*a*) und ein reifes (*b*) Spermium von *Agalena*; nur beim ersteren sind die Spiralen und der Schwanz sichtbar.

Fig. 6. Reifes eucystiertes Spermium ans dem Kopulationspalpe von *Pardosa*. Man sieht die Windungen des Schwanzes.

Fig. 7. Reife Spermien von *Nereis*. *a* mit Osmiumsäuredämpfen, *b* und *c* mit Sublimat fixiert.

a. In der Kopfgegend ist die semipermeable Plasmahaut stark geschwolleu. Der ganze Kopf ist mit einer Längsfaser durchbohrt. Das Perforatorium wird ans einem färbbaren Tropfen und zwei Skelettringen gebildet.

b. Um den Kopf herum sieht man Skelettrippen; der Perforatoriumtropfen ist geschwolleu, die Skelettringe gepaart.

c. Ein ebensolches Spermium von vorn gesehen. In dem optischeu Querschnitt sehen die Skelettrippen wie Körnchen ans.

Tafel II.

Alle abgebildeten Spermien sind mit Biondi-Lösung gefärbt. Vergr. ca. 3500 mal.

Fig. 8. Reife eupyrene Spermien von *Murex brandaris* mit Osmiumsäuredämpfen fixiert und mit schwacher Biondi-Lösung gefärbt.

a. Ein mäßig gequollenes Spermium hat seine Länge fast unverändert behalten; die schraubenartige Gestalt aber ist schon verloren; der Schwanz ist vollständig abgebildet. Vom Kopfskelett sieht man die Längsfaser, vielleicht auch die körnigen Reste der Spirale (auf der Oberfläche).

b. Die Längsfaser ist wellenförmig verkürzt, was auch die Verkürzung des Kopfes selbst bedingt. Die Plasmahaut in der Halsgegend ist blasenförmig geschwollen.

c. Das Chromatin des Kopfes ist verflüssigt und auf breiten Krümmungen der Längsfaser tropfenweise angehängt geblieben.

d. Die Längsfaser hat die Rolle einer oberflächlichen Spirale übernommen und nicht nur die Länge, sondern auch die Gestalt des Chromatintropfens bedingt.

e. Die Längsfaser spielt dieselbe Rolle, der Chromatintropfen hat sich aber erhöhten Turgors wegen der kugeligen Gestalt genähert.

f und *g.* Die Längsfaser hat bei Verkürzung ihre innerliche Lage behalten und bedingt die Länge allein und nicht die Gestalt des Chromatintropfens.

Fig. 9. Reife eupyrene Spermien von *Paludina vivipara* nach der Wirkung mehr oder weniger starker Biondi-Lösungen.

a. In dem intakt gebliebenen schraubenartigen proximalen Teil des Kopfes bleibt das Skelett unsichtbar; in dem gequollenen distalen Teil bemerkt man eine einfaserige Spirale.

b. Die einfaserige Spirale ist frei geworden und enthält kein Chromatin.

c. Die Spirale in dem distalen nichtschraubenartigen Abschnitt ist doppelfaserig.

d. Beide Fasern der Spirale sind auf gleiche Abstände verteilt und sehen wie Ränder eines schwach gefärbten Bandes aus. Da eine von diesen zwei Fasern kürzer als die andre ist, so bleibt die Gestalt des Kopfes schraubenartig.

e. Ein sehr stark gequollenes Spermium. Der proximale Abschnitt ist tropfenförmig geblasen. Die Spirale läßt doppelfaserige Struktur merken.

Fig. 10. Verschiedenartig gequollene Spermien von *Trochus granulatus.* Auf *b* und *c* sieht man die Reste der Spirale, auf *d* ist auch das Perforatorium zerflossen und tropfenweise geschwollen.

Fig. 11. Zwei reife Spermien von *Helix nemoralis.* Auf *a* sind drei oberflächliche Spiralen, auf *b* die innere Längsfaser allein sichtbar.

Fig. 12. Zwei reife Spermien von *Planorbis.*

a. Wenig veränderter Spermiumkopf, dessen Krümmung durch die Spirale bedingt wird.

b. Stark gequollener Spermiumkopf. Die Anwesenheit der unsichtbaren Spirale ist durch die Krümmung des Chromatintropfens bewiesen.

Fig. 13. Reifes Spermium von *Anodonta mutabilis.* Die Plasmahaut ist durch Plasmolyse blasenförmig abgelöst; feine Skelettfasern (Spirale) sichtbar.

Tafel III.

Alle abgebildeten Spermien sind mit der Biondi-Lösung gefärbt. Vergrößerung der Fig. 18, 21 und 23 ist ca. 3500 mal, sämtlicher andern Figuren ca. 1400 mal.

Fig. 14. Reife Spermien von *Macrorhynchus,* in Sublimat fixiert.

a. Auf dem distalen Ende des Spermiums ist die Chromatinmasse gequollen. Die undulierende Membran mit ihrem Randfaden ist in diesem Abschnitt wellenförmig gefaltet.

b. Chromatin ist normalerweise gleichmäßig verteilt. Der Randfaden erscheint zweifaserig.

Fig. 15. Spermatogenese von *Procerodes segmentatus.* Man sieht die allmähliche Verlängerung des Kerns, die Entstehung der Schwanzgeißeln in Zusammenhang mit zwei Basalkörperchen (Centralkörperchen?), einige Skelettreste und aufgehobene Plasmahaut auf Fig. *d.* Fig. *e* reifes Spermium.

Fig. 16. Spermatide (*a*) und reifes Spermium (*b*) von *Aphanostoma pulchella.*

a. ist der Fig. 15*d* sehr ähnlich, nur sind die Geißeln beiderseits auf dem Kern und der Plasmakugel angeklebt (links durch Maceration etwas aufgehoben).

b. Beiderseits vom Kern sind zwei undulierende Membranen entstanden, deren Randfäden den freien Geißeln der vorigen Figur entsprechen.

Fig. 17. Reifes Spermium von *Monotus* mit zwei freien Geißeln und der Skelettspirale.

Fig. 18. Ein Teil eines macerierten reifen Spermiums von *Darwinia variabilis.* Man sieht beiderseits vom verlängerten Kern zwei undulierende Membranen mit zwei teilweise losgelösten Randfasern und senkrechter Querstreifung (Skelettspirale?)

Fig. 19. Dasselbe von *Leptoplana.* Randfasern der undulierenden Membranen sind den freien Geißeln von *Monotus* und *Procerodes* homolog.

Fig. 20. Reifes Spermium von *Lepas pectinata,* maceriert. Die Schwanzgeißel ist vom Kernfaden losgelöst, zum Teil auch die Längsfaser des Kopfes frei geworden.

Fig. 21. Reifes Spermium von *Balanus improvisus,* etwas maceriert. Der Kern (resp. Kopf) läuft parallel der Schwanzgeißel.

Fig. 22. Reife Spermien von *Parapodopsis cornuta. a* fixiert mit Osmiumsäuredämpfen; *b—f* mit verdünntem Seewasser, ev. mit destilliertem Wasser behandelt.

a. Ein kaum verändertes Spermium mit einem Perforatorium, einem Kernkopf, einem Halse, einer Schwanzblase und einem nach hinten laufenden Schwanzfaden.

b, *c* und *d* allmähliche Vacuolisierung des Kopfes in hypotonischen Lösungen.

e und *f.* Kernchromatin ist verschwunden (gelöst).

Fig. 23. Reife Spermien von *Protosiziella.* Eine gleiche Struktur wie bei *Parapodopsis. b* Plasmolyse in hypotonischer Lösung.

Tafel IV.

Alle abgebildeten Spermien sind mit der Biondi-Lösung gefärbt. Vergrößerung der Fig. 26 ist ca. 1400, die andren Figuren ca. 3500 mal.

Fig. 24. Reife Spermien von *Scyllium canicula.*

a. Der Kopf hat noch seine Schraubengestalt behalten.

b. Die Chromatinmasse hat sich auf dem proximalen Abschnitt gesammelt; im größeren distalen Abschnitt ist die Skelettspirale leer geworden.

Fig. 25. Reife Spermien von *Gobius ratan*; *a—c* in Osmiumsäuredämpfen fixiert, in Biondi-Lösung gequollen.

a. Mäßige Quellung; Kopfskelett ist nicht zu sehen, da der Knopf und das Stäbchen wahrscheinlich dem Halse gehören, die rote Kugel ist das Schwanzbläschen.

b. Stärkere Quellnng; einige parallele rote Fäden gehören der Kopfspirale, welche teilweise zerstört ist.

c. Sehr starke Quellung; die ganze Spirale ist zerstört.

d. Nach der einstündigen Wirkung einer 1 %igen KOH-Lösung nnd Biondi-Färbung. Chromatin wird gelöst.

e. Nach der Behandlung mit 35%iger KOH-Lösung zerstört konzentrierte H_2SO_4 auch die Kernmembran.

Fig. 26. Reifes Spermium von *Molge cristata*. Auf dem wenig gequollenen Kopf ist in einigen Abschnitten Skelettspirale zu sehen.

Fig. 27. Ein Teil des reifen Spermiums von *Siredon* in Biondi-Lösung gequollen; reine grüne Kernfarbe blickt zwischen senkrechten Fäden spiralige Umgänge) durch. Der Längsfaden ist stark gefärbt.

Fig. 28. Reife Spermien von *Coluber*.

a. Der Kopf ist wenig verändert, nur die Plasmahant ist plasmolytisch blasenartig aufgehoben.

b. Nach der Wirkung von 1%iger Schwefelsänre. Das Kopfskelett ist zerstört und die Chromatinmasse tropfenartig zusammengeballt.

c und *d.* Ein Spermium, welches nach der Wirkung von 10%iger H_2SO_4-Lösnng mit 1%iger KOH-Lösung behandelt wird; das Chromatin ist gelöst, die Längsfaser ist in *c* zn sehen, in *d* verschwunden.

Fig. 29. Reife Spermien von *Coronella* in Biondi-Lösung gequollen.

a. Die Gestalt ist fast normal — man bemerkt 1½ Spiralwindungen des Kopfes, dessen Längsfaser ungefärbt geblieben ist und der grünen Kopfrippe entspricht; die Spirale ist gut gefärbt.

b. Der Quellung wegen ist die Spirale teilweise zerstört; in dem distalen, blasenartig geschwollenen Kopfabschnitt sieht man einen Umgang der Längsfaser.

c. Etwas stärkere Quellung. Die Spiralen verschwinden, nur im proximalen Abschnitte sind kärgliche Reste (rote Tropfen) zu sehen. Die Längsfaser, welche zwei volle Windungen macht, besteht ans zwei Fäden, einem dickeren und einem dünneren.

d. Die Chromatinmasse ist kugelartig geschwollen, das zerfallene Skelett zur Seite geschoben.

Fig. 30. Reife Spermien von *Passer* in Biondi-Lösungen teilweise geschwollen.

a. Keine Quellung: normale Zahl der Schraubenwindungen. Vorn (unten) sind 1½ Windungen des Perforatoriums, in der Mitte — 1½ Kernwindungen und hinten eine Mittelstückwindung. Kopfskelett vollständig ungefärbt.

b. Auf dem Kernabschnitt sind Plasmahaut nnd einige Windungen teilweise zerstörter Spirale zu sehen. Das Mittelstück des Schwanzes abgelöst und zur Seite geschoben.

c. Die Chromatinmasse ist unter körniger Zerstörung der Spirale blasenförmig geschwollen. Die schwach gewordne Längsfaser, deren Windungen den Windungen der normalen Kopfschraube entsprechen, ist im Kernabschnitt wie auch im Perforatoriumabschnitt zu sehen.

d. Die Längsfaser bestimmt die Windungen der Kernschraube, das stachelförmige Perforatorium der vorigen Figur ist blasenartig geschwollen. Das Mittelstück des Schwanzes ist ausgefallen.

e. Die Längsfaser ist nur auf dem geschwollenen Kernabschnitt zu sehen.


a
1. Lumbricus terrestris
a
b
c
d
b
a
b
c
d
e
f
5. Agalen
2. Aurelia aurita



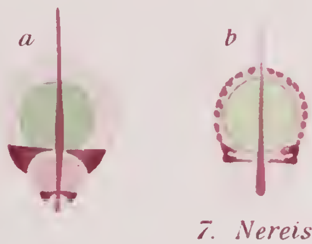
3. Formica



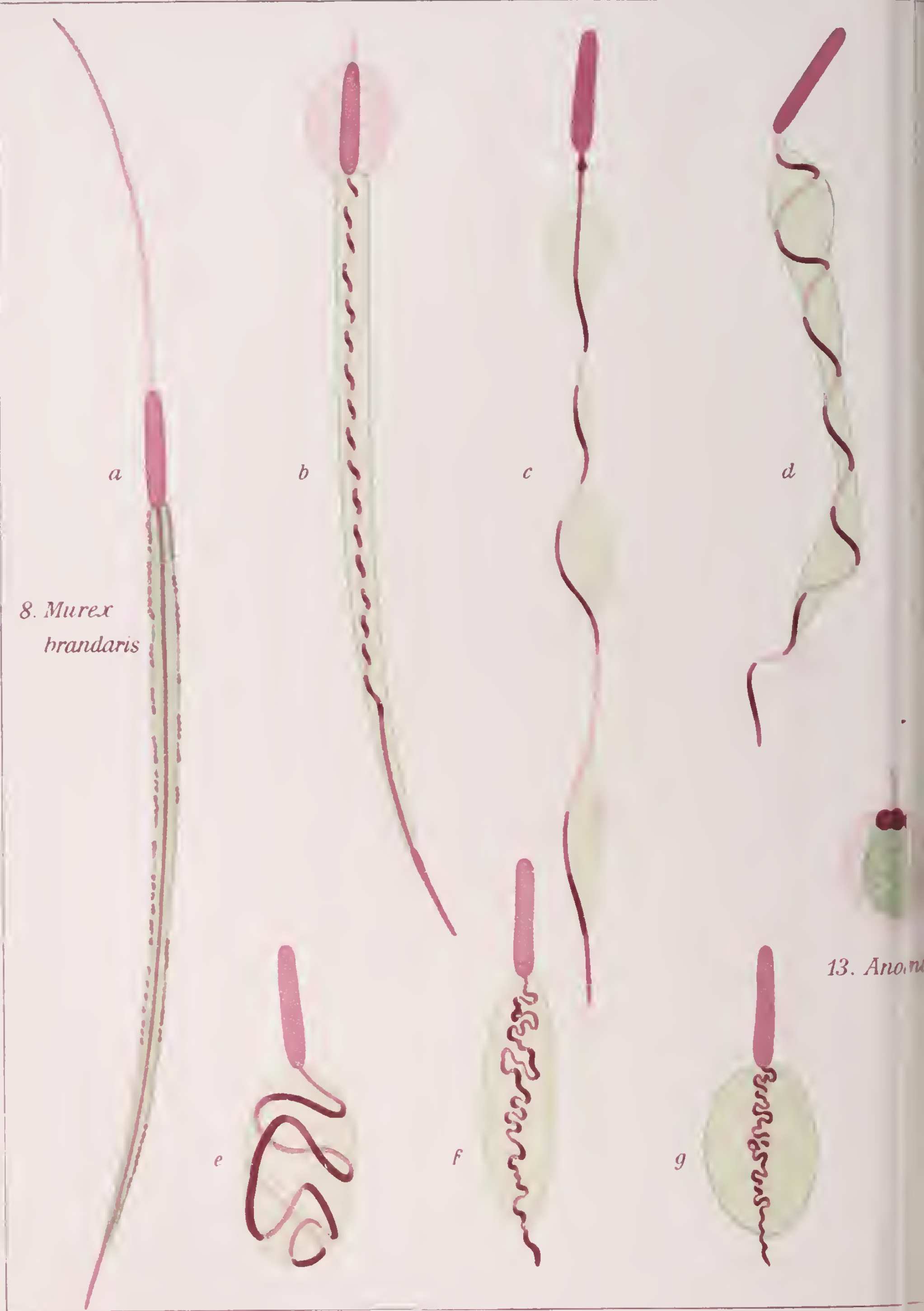
4. Opilio



6. Pardosa



7. Nereis

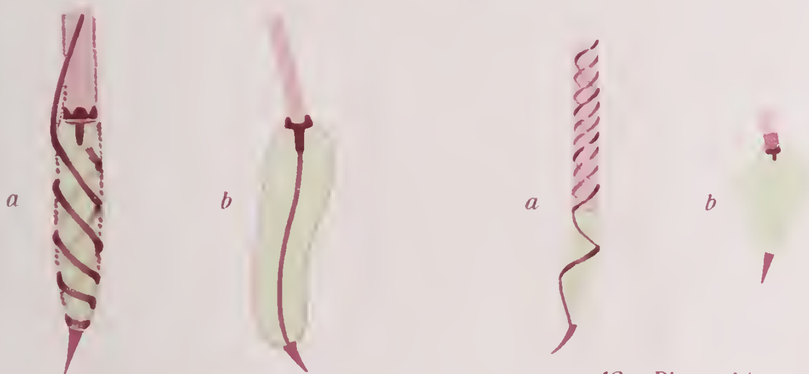

a
b
c
d
8. Murex
brandaris
e
f
g
13. Ano



9. *Paludina vivipara*



10. *Trochus granulatus*



11. *Helix nemoralis*

12. *Planorbis*



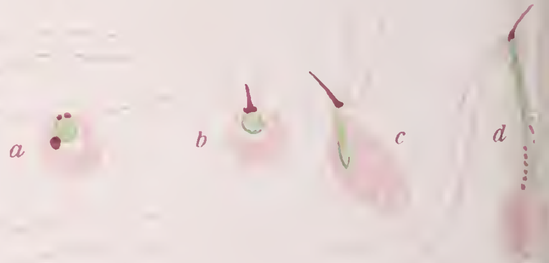
a
b
14
Macro-
rhynchus


20.
Lepas
21.
Balanus


19. Leptoplana



a
b
22.


a
b
c
d
15.


d
f
a
b
c
e
23. Protosiriella
17. Monotus
a
b
e
18
Darwinia
16. Aphanostoma




a b

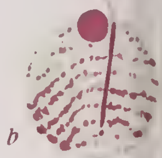
24.
Scyllium canicula

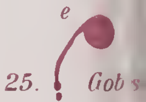


27. Siredon



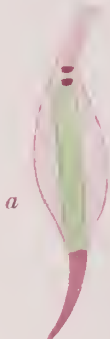
26.
Molge cristata



a b d e

25. Gob



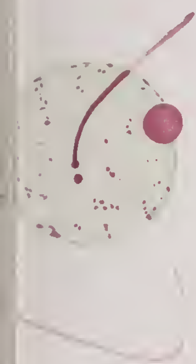

a b

28. Coluber




a b

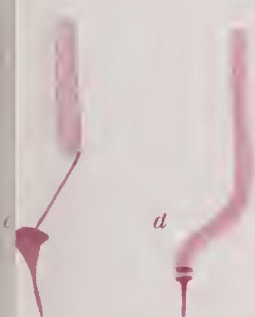
29. Coro









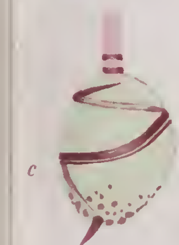





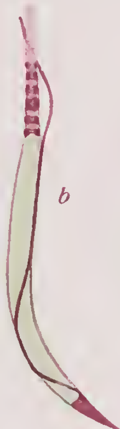


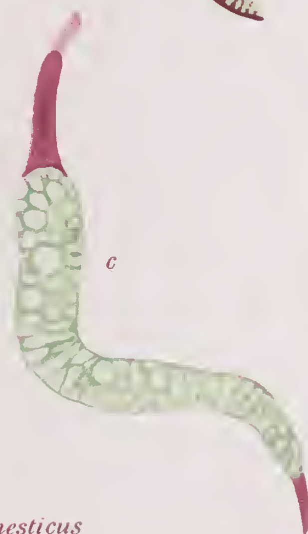


30. *Passer*







31. *Gallus domesticus*

Werner & Winter, Frankfurt ª/M.


















f. Das Perforatorium ist abgefallen, auf dem Kernabschnitt nur die Spirale, keine Längsfaser sichtbar.

g. Das Perforatorium, wie in voriger Figur, abgefallen, auf dem Kernabschnitt die Längsfaser vollständig, die Spirale aber nur teilweise erhalten.

Fig. 31. Reife Spermien von *Gallus* in Biondi-Lösung teilweise gequollen.

a. Die Spirale allein zu sehen; eine leichte Windung der Kopfschraube ist durch die unsichtbare Längsfaser bestimmt.

b. Die Längsfaser allein zu sehen.

c. Schöne Schaumstruktur der stark gequollenen Chromatinmasse.

Tafel V.

Alle abgebildeten Spermien und Spermatiden sind nach dem Leben gezeichnet. Vergrößerung der Fig. 32—36 ist ca. 1400, der Fig. 37—39 ca. 3500 mal.

Fig. 32. Reifes Spermium von *Darwinia* mit zwei undulierenden Membranen. Vgl. Fig. 18, Taf. III.

Fig. 33. Eine Spermatide von *Leptoplana* mit zwei Schwanzgeißeln, aus welchen Randfasern des trypanosoma-ähnlichen reifen Spermiums sich entwickeln. Vgl. Fig. 19, Taf. III.

Fig. 34. Verschiedene Entwickelungsstadien des Spermiums von *Monotus*. Man beachte die Entstehung der Geißeln im Zusammenhange mit zwei Körnchen (Centriolen), die allmählich Verlängerung des Kerns, dessen Spiralfaser auf *f* und *g* und auf Fig. 17, Taf. III zu sehen ist, und das Verschwinden des Plasmarestkörpers.

Fig. 35. Zwei Spermatiden von *Macrorhynchus*, dessen reifes Spermium auf Fig. 14, Taf. III abgebildet ist. Aus beiden freien Geißeln entsteht später ein doppelter Randfaden des trypanosoma-ähnlichen Spermiums.

Fig. 36. Zwei Spermatiden (*a* und *b*) und das reife Spermium von der Seite (*c*) und von der Oberfläche (*d*). Vgl. Fig. 16, Taf. III. Man sieht, daß undulierende Membranen durch Anhaften der freien Geißeln entstehen. Die Blase auf dem hinteren Ende des Kerns auf *a* und *b* entspricht dem Plasmarestkörper, welcher später abgeworfen wird. Auf *c* und *d* bemerkt man die Skelettspirale.

Fig. 37. Reife Spermien von *Nereis* intact (*a*) und durch Plasmolyse verändert (*b*, *c*, *d*). Vgl. Fig. 7, Taf. I.

a. Die Skelettfasern des Kopfes sind unsichtbar. Im Perforatorium unterscheidet man einen Spieß, einen Tropfen und einen Ring.

b. Die semipermeable Membran ist blasenartig gequollen, zwischen ihr und dem Kern ist eine große Vacuole entstanden. Um den Kern herum bemerkt man eine (vielleicht mehrere) Spiralen ebenso wie die Längsfaser.

c Der ganze Kopf ist durch die Längsfaser durchbohrt. Die Bedeutung des distalen Ringes ist unsicher.

d. Ein abgeworfenes Perforatorium. Die Gestalt des zerflossenen Tropfens ist durch den Ring und die Längsfaser bestimmt.

Fig. 38. Reife Spermien von *Sepia*, verschiedenartig gequollen.

Fig. 39. Reife Spermien von *Gobius* von der Oberfläche (*a*) und von der Seite (*b*) dargestellt. Vgl. Fig. 25, Taf. IV.

On Morphological Difference of the Chromosomes of Ascaris megalocephala.

By

Thomas H. Montgomery, jr.
University of Pennsylvania, Philadelphia.

With plates VI—VII.

The egg of Ascaris was made classical by VAN BENEDEN (1883), who first showed thereon that two of the chromosomes of the fertilized egg come from the sperm and two from the egg itself, a fundemental fact in all our considerations of heredity, and who also founded the theory of the persisting individuality of the chromosomes. BOVERI (1888) next worked out these phenomena with still greater detail, and confirmed the theory of the individuality of the chromosomes by analyzing the process through which the chromosomes change into the resting nucleus, and by which they emerge from it. These two basic studies on this particular egg have laid the way for the now almost generally accepted idea that chromosomes are in the same sense persisting entities as cells themselves are.

Discoveries on other objects, mainly on cells of the spermatogenetic cycle of insects, have tended to further strengthen this theory by showing that particular chromosomes can be constantly distinguished from others through successive generations. This condition I have expressed (1906) by the term «chromosome difference». It will be recalled that in the germ cells of certain groups (insects, spiders, chilopods, chaetognaths) a large number of cases have been described of curiously modified chromosomes, elements that in size and form relations as well as in behavior can be constantly distinguished from the others. Of these modified elements, or allosomes (heterochromosomes) I have distinguished the two main kinds monosomes and diplosomes, the former occurring singly and the latter in pairs in the spermatogonia. These cases have been summed up by me (1906),

and by Häcker (1907) in his recent admirable review, and to the papers therein cited are to be added those of Boring (1907) and Stevens (1908). But while such constant size and form differences are most clearly and unmistakably marked on the allosomes they have also been observed on certain of the unmodified chromosomes of various species. Thus there have been made known a fairly large number of examples where in germ cells with the unreduced or normal number of chromosomes, that is, in oögonia and spermatogonia, constant morphological differences of the chromosomes have been demonstrated, sometimes only for a single element (monosome), sometimes for a single pair (then usually diplosomes), sometimes for two or three pairs, in a few cases constant size and form differences of all the chromosome pairs (Plethodon, certain Hemiptera and Diptera). Such clear cases constitute one of the strongest proofs of persisting chromosome individuality, and they have not received fair consideration at the hands of Fick (1905) and others who have sought to overthrow this idea of persisting individuality.

Further, when in spermatogonia the chromosomes exhibit such constant morphological difference, the number of kinds of chromosomes is determined to be one half the total number of chromosomes (when the latter number is an even one), that is to say, pairs of like chromosomes can be distinguished, the two elements of each pair being more like one another than they are like the elements of any other pair. But in the reduced number of chromosomes, such as is found in the spermatids, no such pairs can be defined but all the chromosomes are found to be morphologically different. This coincidence is comprehensible only on the assumption, for which there is much observational evidence, that like chromosomes, i. e., the two of any pair, conjugate in the first spermatocytes and are later separated by a reduction division (Montgomery, 1901, 1906). This consideration has been left entirely out of account by those who still argue against the occurrence of a reduction division, namely Bonnevie (1906) and Vejdovsky (1907), and no explanation is given for it when it is assumed that both maturation divisions are equational.

The only contribution so far made to examine these phenomena in the Ascaris egg were presented in a short paper (1904) by me, in which the conclusion was reached, from a study of the chromosomes of the polar spindles as well as of the first cleavage, that the egg furnishes one larger and one smaller chromosome, that the sperm cell introduces one larger and one smaller, and that in the

first cleavage there are to be distinguished a pair of larger and of smaller chromosomes. Of each such pair, accordingly, it was concluded that one element is of paternal and the other of maternal origin.

The present paper attempts a more thorough examination of the question of chromosome difference in Ascaris megalocephala bivalens than was given in that earlier study.

It is in place to mention how the figures illustrating this contribution have been made, for in general the reader considers the figures the essential part of any morphological argument. If the differences in length of the chromosomes were simply variable quantities, then by carefully drawing only those that support the theory of chromosome difference and discarding all others, the figures might seem to prove the case and yet tell only a portion of the truth. To avoid this pitfall and to render the observations as objective as possible I have carried out the following plan in the making of all the drawings: only such examples were drawn where all the chromosomes lay entirely in the plane of the section, and such cells were drawn in the order of their finding whether they appeared to demonstrate chromosome difference or not. And no case was discarded that exhibited all the chromosomes in their entirety. It would have been desirable to have reproduced a much larger number of cases, but the ones drawn are perhaps sufficient to establish the conclusions reached.

1. The Sperm Chromosomes.

The ripe spermatozoon contains a compact nucleus that appears to be never spherical, but always more or less elongate and constricted (Pl. 2, Fig. 73). This is such a constant appearance that each portion of the bilobar structure is to be looked upon as a single chromosome. In this spermatozoon the chromosomes apparently maintain their identity even though they are more or less closely apposed. And Boveri states (1888): »in einer großen Anzahl nicht kopulierter Spermatozoen habe ich die Zusammensetzung der homogenen Chromatinkugel aus zwei Halbkugeln mit vollster Sicherheit feststellen können«, and he has given several figures illustrating this point [1]).

[1]) This sperm is then another case to be added to that of Myzostoma (Wheeler, 1897) where the chromosomes maintain morphological distinctness. The hypothesis suggests itself that in the compact chromatin mass of all spermatozoa the chromosomes may be morphologically distinct, even though this condition is rarely demonstrable.

It is difficult to decide in the spermatozoon whether these chromosomes are approximately equal in volume or whether they possess a constant size difference; but the study of a large number of free spermatozoa indicates that the two are in most cases slightly dissimilar in volume, though I cannot be positive that they are constantly so. But when the sperm has reached the centre of the egg, and the latter has the first polar spindle at the surface, the sperm chromosomes are much larger as well as more separated (Pl. 7, Fig. 67—71), and are now in all cases ocularly separable, as noted by Zacharias (1887), Carnoy (1886) and Boveri (1888). What has not been observed before is that at this stage the two sperm chromosomes can be seen to be of constantly different volume, though not of constant different form. And at the time of the second polar spindle when the sperm chromosomes are already loosening to form the male pronucleus, they are also always somewhat different in volume (Fig. 53, 72).

Therefore we conclude that the two chromosomes introduced by the sperm into the egg are constantly of different volume.

2. The Chromosomes of the Polar Spindles.

It is well known that the first polar spindle contains two quadripartite chromosomes, or two tetrads, that the second has two dyads and that the second polar body as well as the egg each receive two single chromosomes. Of each dyad of the second polar spindle one chromosome is given out into the second polar body while the other remains in the egg, therefore if the two dyads are constantly unequal in volume the two chromosomes left in the egg must also be so. I have studied the second polar spindle rather than the egg chromosomes at the completion of this stage simply because I had more preparations of the stage of that second spindle. Figures 53—65, Pl. 7, represent views of second polar spindles, all seen obliquely so as to show the dyads with the greatest distinctness. It will be noted that in all of them the two dyads are of constant unequal volume.

Therefore we conclude that the two chromosomes left in the egg at the close of the maturation divisions are constantly of unequal volume.

3. The Chromosomes in the Prophases of the First Cleavage.

Chromosomal boundaries are ocularly indistinguishable during the rest stage of the pronuclei, a fact, however, that in no way dis-

proves the morphological separateness of chromosomes at that time. But in the succeeding prophases of the first cleavage mitosis two separable chromosomes reappear in each pronucleus. Figures 48—52 illustrate such prophases before the dissolution of the nuclear membrane; all except Fig. 51 represent both pronuclei. They show that the chromosomes of a particular pronucleus are unequal in length, constantly so, and the longer ones are marked in these figures by the letter »x«. The difference in length is really greater than the drawings indicate, because the plane of the paper cannot adequately reproduce the depths and heights of the twistings below and above that level. Sometimes this length difference is very marked as in Fig. 51, and not in a single case have I found the two elements of a pronucleus of even approximately equal length. Figures 43—47, Pl. 7, show later prophases when the nuclear membranes have disappeared and the chromosomes become more condensed. The latter are still in two groups, one maternal and one paternal, and in each group (except the right hand one of Fig. 46 that was not wholly in the plane of the section) a larger one (marked »x«) is clearly distinguishable from a smaller. To these may be added Fig. 27 of my former paper (1904), and Boveri's (1888) Figs. 23 and 38.

It follows that in all the cases examined, where all the chromosomes could be clearly seen for their full lengths, there proceeds from each pronucleus constantly one longer and one shorter chromosome.

One curious phenomenon of this stage may be noted. In some cases (Figs. 49, 51) the chromosomes of the pronuclei have much the appearance of those undergoing the diminution process of the cleavage: the ends alone are solid and thick while the intermediate portions are beaded, composed of successive discs and masses. This is an unusual condition, possibly pathologic; it is of interest in indicating that the beginnings of the diminution process may occasionally be found so early as the stage of the pronuclei.

4. The Chromosomes of the First and Second Cleavages.

Figures 1—35, Pl. 6, show pole views of equatorial plates of the first cleavage. Where they could be determined the two larger chromosomes are marked »x«. It will be seen that two longer chromosomes can with ease be distinguished from two smaller in all cases but three, namely, Figs. 25, 30, 34, though even in these exceptional cases the chromosomes are of different lengths. It stands

to reason that the bendings of the chromosomes above or below the plane of the paper, which are represented unshaded, are longer than the drawings seem to represent them, and that it is only after a careful ocular estimation of the heights and depths of such bends that I have ventured to decide in each case which are two longer chromosomes. In some of the cells the length difference is very considerable.

We conclude from this series of 35 examples, selected entirely in the order of their finding and so picked at random, that in the great majority of cases, 32 out of 35, the four chromosomes compose one pair of longer elements and one pair of shorter. And, consequently, on comparison with the observations previously related, that in each pair one element is paternal and the other maternal.

Figures 36—42, Pl. 1, illustrate a few equatorial plates of the second cleavage, and in these also the elements of the larger pair are indicated by the letter »x«. In several of these cases the larger chromosomes cannot be distinguished with certainty from the smaller, but I believe the difficulty here is due to the chromosomes of this second cleavage being usually more slender and more twisted than those of the first, which renders less certain the estimation of their lengths.

A study of the cleavage chromosomes shown in Plate 1 would show that there are no constant form differences. In general the shorter chromosomes have fewer angles than the longer, a phenomenon well referable to the relative pressure conditions exerted upon the chromosomes while confined within the membranes of the pronuclei. The smallest chromosome of all is very frequently hook-shaped and the other one of the smaller pair often U-shaped, while the longer ones have usually two or three angles each, but none of these differences in form appear to be constant.

The morphological chromosome difference in this species is therefore one of volume or length but not of form.

5. General Considerations.

We have found that the sperm introduces two chromosomes that are constantly of slightly unequal volume, and that the egg, when the two polar bodies are cut off, retains two also of slightly unequal volume. Further, from each pronucleus preceeds constantly one longer and one shorter chromosome; and in the first cleavage spindle there are distinguishable in the great majority of cases, 32 out of 35, two longer

and two shorter chromosomes. These phenomena indicate that from the time of the maturation and fertilization of the egg on into the cleavage not only do the chromosomes persist as distinct entities, but also they retain their morphological differences. That is to say, the sperm and the egg not only contribute chromosomes in equal number, but also chromosomes of relatively corresponding individual lengths, because each pronucleus furnishes a shorter and a longer one.

I would seek to forestall at this place an objection that might be made to my interpretation of the chromosome difference in this egg. One might object that the relative lengths of the chromosomes are subject to fluctuating variation, a matter of mathematical chance, and that consequently the mere distinction of two larger from two smaller need not prove constant constitutional difference. But if the length of a particular chromosome were not a more or less constant character, then by the probabilities of chance we ought to find in not more than half the cases two distinctly larger and two distinctly smaller. What we do find, however, in almost all the cases of the first cleavage is a pair of larger and a pair of smaller chromosomes, the former being more like each other in length than either of them is to either of the smaller pair. Further, the egg retains two that are always dissimilar, and the two from the sperm are also always dissimilar, and we do not find at cleavage three larger and one smaller chromosome, or three smaller and one larger. Therefore the conditions described are not the resultant of mere chance variations, but represent individual chromosome difference.

At the same time the two elements of a particular pair rarely appear precisely alike in length or volume, usually more or less of a difference is apparent. Such apparent difference between the two of the same pair is undoubtedly due in some cases to the chromosomes lying in different planes, which would result in more or less ocular aberration. In by far the greater number of cases the difference between the two chromosomes of the same pair is decidedly less than the difference between either of them and either of the chromosomes of the other pair. In most cells it is the two smaller chromosomes that show greater differences in volume or length than the two larger do; rather marked cases in instance are Figs. 2, 5, 8, 9 of Pl. 6. Now curiously enough it is the smaller dyad of the second polar spindle that also shows in some cases marked size difference of its two elements, while the larger does not; thus of

the second polar spindles shown on Pl. 7, Figs. 53—65, one may note specially the two elements of the smaller dyad shown in Figs. 54, 55, 59, 61, 65. Thus the egg retains sometimes the smaller and sometimes the larger element of this smaller dyad, which retained element would have sometimes the volume of the smaller sperm chromosome and have sometimes a different volume. It is at least remarkable, and speaks for persisting chromosome difference, that it is only the smaller dyad of the second spindle that sometimes shows marked size difference of its elements, in conjunction with the fact that the smaller chromosomes of the cleavage differ more from each other than do the larger.

Here I wish to correct an error of observation in an earlier paper (1906). I then reasoned from the examination of the spermatogenesis of various Hemiptera.· »When I first discovered the constancy of such chromosome pairs, I concluded that the two components of each pair were exactly equal in form and volume, and so have the others who followed me. In the present paper I have given especial attention to this point, and now find good evidence that the components of each pair are probably constantly slightly different from each other in volume." The evidence was based partly on the differences between corresponding diplosomes, partly on the unmodified chromosomes of Corizus alternatus and Harmostes reflexulus. As an example I reproduce in Fig. 75, Pl. 7, the spermatogonial chromosome plate of Corizus that was given in Fig. 107 of my paper of 1906. Mo is the monosome, Di and di the diplosomes, and A, a-E, e the pairs of ordinary chromosomes. Of the latter the pair A, a is of interest, the largest elements of all, for in this cell as well as in the only two other clear cases these two chromosomes are slightly different in volume and markedly in form. The observation that calls for correction is that on Harmostes; Fig. 74, Pl. 2, is a redrawing of Fig. 94 of the earlier paper. Then I had misinterpreted the chromosome pairs, and so had been led to assume differences in volume between the two elements of a pair. But the relettering here given shows that the two of each pair are relatively equal, and that the monosome is the longest. Harmostes is therefore not a case showing morphological difference within the same chromosome pair.

While so far as present evidence goes the two chromosomes of a particular pair seem to be as a rule indistinguishable from each other, this is not always so. The smaller pair of Ascaris sometimes

shows marked size difference of its elements, this is still more pronounced in the largest pair of Corizus, and notably so in a number of cases of the diplosomes (paired modified chromosomes) of Hemiptera as described particularly by STEVENS (1905), WILSON (1906), and me (1906).

Thus constant morphological chromosome difference is a condition that must henceforth be reckoned with, and it speaks strongly for the view that particular chromosomes represent particular metabolic qualities, therefore particular hereditable energies. This result from morphological study is then quite in agreement with the experimental results that has been so excellently synthetized by BOVERI (1907). It is quite probable that it will be not possible to demonstrate such difference on the chromosomes of all species, but so far the theory has been tested on only a few. Now that attention is called to chromosome difference in the classical egg of Ascaris the sceptics may be led to give the whole subject a renewed examination.

Literature List.

BENEDEN, E. VAN. 1883. Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation et la division cellulaire. Gand.

BONNEVIE, K. 1906. Untersuchungen über Keimzellen. Beobachtungen an den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. Jen. Zeitschr. Naturw. 41.

BORING, A. M. 1907. A Study of the Spermatogenesis of twenty-two Species of the Membracidae, Jassidae, Cercopidae, and Fulgoridae. Journ. Exper. Zool. 4.

BOVERI, TH. 1888. Zellenstudien. Heft 2. Jena.

—— 1907. Zellenstudien. Heft 6. Jena.

CARNOY, J. B. 1886. La vésicule germinative etc. chez l'Ascaris megalocephala. La Cellule. 2.

FICK, R. 1905. Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. Anat. Entw. Supplement.

HÄCKER, V. 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebn. Fortschr. Zool. 1.

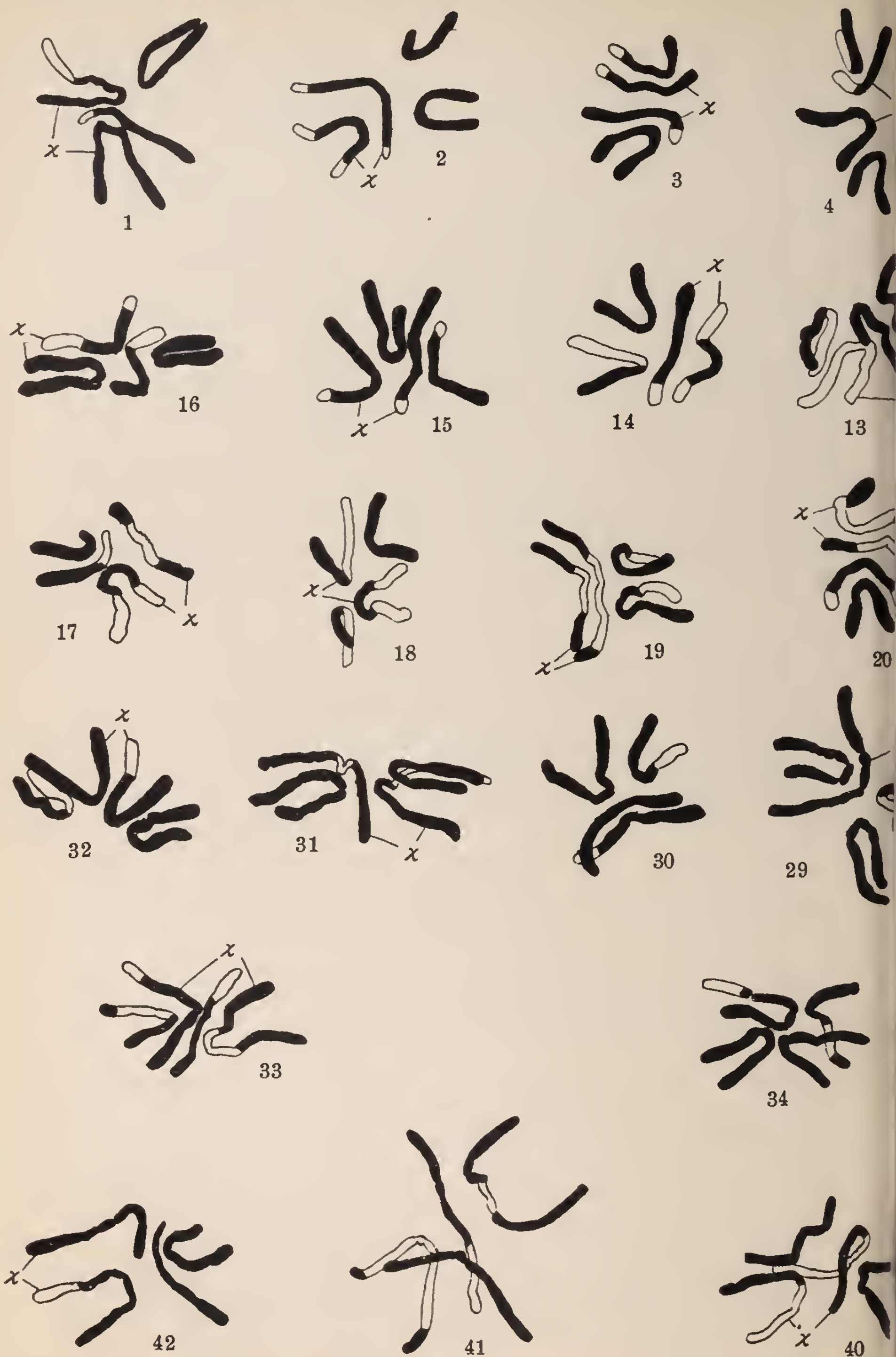
MONTGOMERY, T. H. jr. 1901. A Study of the Chromosomes of the Germ Cells of Metazoa. Trans. Amer. Phil. Soc. 20.

—— 1904. Some Observations and Considerations upon the Maturation Phenomena of the Germ Cells. Biol. Bull. 6.

—— 1906. Chromosomes in the Spermatogenesis of the Hemiptera Heteroptera. Trans. Amer. Phil. Soc. 21.

STEVENS, N. M. 1905. Studies in Spermatogenesis with especial Reference to the »Accessory Chromosome«. Carnegie Inst. Publ.

—— 1908. A Study of the Germ cells of certain Diptera, with Reference to the Heterochromosomes and the Phenomena of Synapsis. Journ. Exper. Zool. 5.

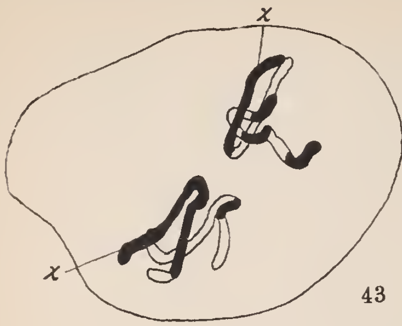


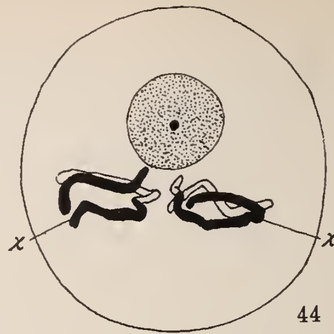
Montgomery del.

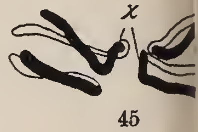
Verlag v. Wil

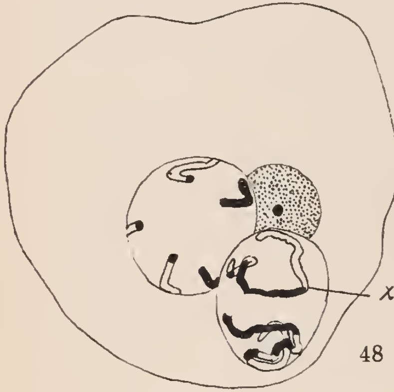


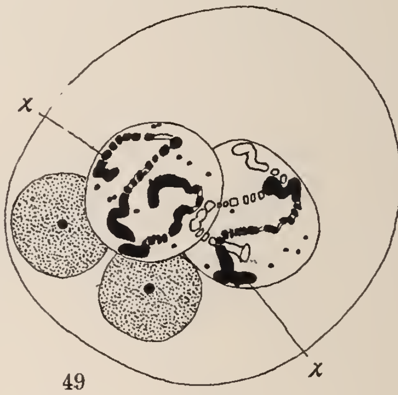
…n in Leipzig.

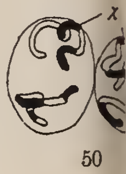

x
x
43

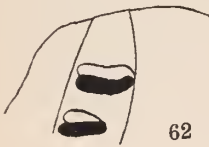

x
x
44


x
45

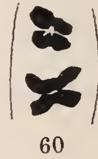

x
48

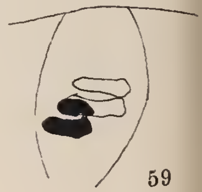

x
x
49

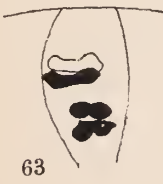

x
50

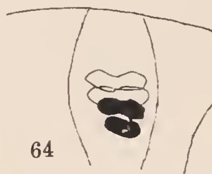

62

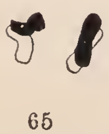

61


60


59

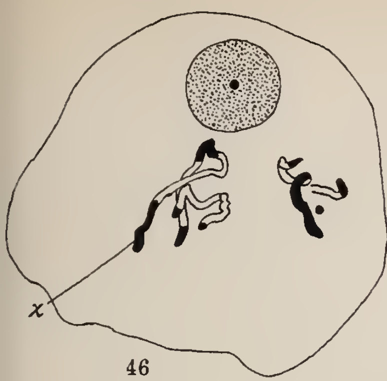

63


64

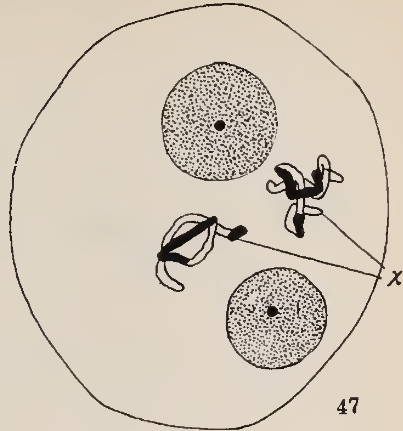

65


66

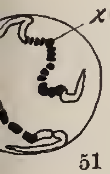

67



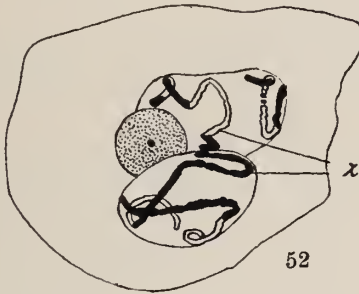
46



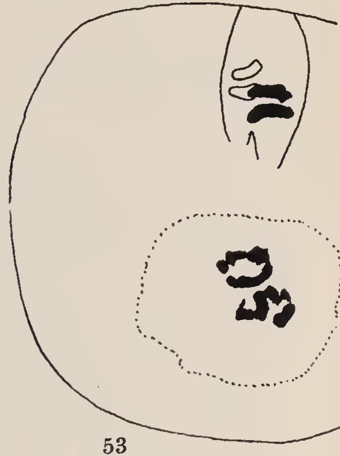
47



51



52

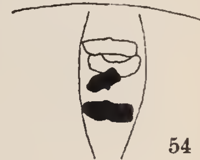

53


58

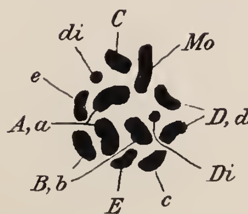

57


56

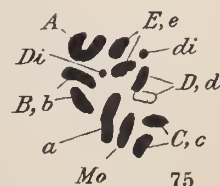

55


54


73



74



75

ann in Leipzig.

Vejdovský, F. 1907. Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Prag.

Wheeler, W. M. 1897. The Maturation, Fecondation and Early Cleavage of Myzostoma glabrum. Arch. de Biol. 15.

Wilson, E. B. 1905a. Studies on chromosomes. 1. Journ. Exper. Zool. 2.

—— 1905b. Studies on Chromosomes. 2. ibid.

Zacharias, O. 1887. Neue Untersuchungen über die Kopulation der Geschlechtsprodukte etc. bei Ascaris megalocephala. Arch. mikr. Anat. 30.

Explanation of Plates VI and VII.

All the figures are from camera lucida drawings, and all those referring to Ascaris (1—73) are made to the same scale.

Plate VI.

Figs. 1—35. Pole views of equatorial plates of the first cleavage.

Figs. 36—42. Pole views of equatorial plates of the second cleavage.

Plate VII.

Figs. 43—47. Later prophases of the first cleavage.

Figs. 48—52. Earlier prophases of the first cleavage.

Fig. 53. Second polar spindle at the surface of the egg and sperm chromosomes at the centre.

Figs. 54—65. Oblique lateral views of second polar spindles.

Fig. 66. Chromosomes of the first polar body.

Fig. 67. End of the first maturation, showing the two dyads left in the egg and the sperm chromosomes at the centre.

Figs. 68—71. Sperm chromosomes, at the stage when the first polar spindle is at the surface and the sperm at the centre of the egg.

Fig. 72. Sperm chromosomes, at the stage of the second polar spindle.

Fig. 73. Mature sperm before copulation.

Fig. 74. Pole view of spermatogonial equatorial plate of Harmostes reflexulus (Hemipteron). Mo. monosome, Di and di the diplosomes, A, a—E, e the unmodified chromosome pairs.

Fig. 75. Pole view of spermatogonial equatorial plate of Corizus alternatus (Hemipteron). Lettering as in Fig. 74.

Experimentelle Untersuchung der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigelei.

Von

Rh. Erdmann.

Aus dem Zoologischen Institut München.

Mit 6 Kurven und zahlreichen Tabellen.

Inhalt.

I. Einleitung.

Die Aufgabe, die Massenverhältnisse zwischen Plasma, Kern oder Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigelei zu bestimmen, ist für jede Theorie der Zellteilung von Bedeutung. Denn die Teilung einer Zelle ist das sichtbare Endergebnis einer Reihe von Vorgängen,

bei denen Veränderungen der Kern- und Plasmavolumina stattfinden. Die Bedeutung des ungleichen Wachstums des Kerns und der Zelle zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen ist besonders durch R. Hertwig (05, 08) in seiner Theorie der Kernplasmarelation betont worden. Die Kernplasmarelation (der Quotient zwischen Kern und Plasmamasse) wird durch die Assimilation der Zelle während der Zeit, welche zwischen zwei Teilungen liegt, verändert. Hierdurch entsteht die Kernplasmaspannung, eine Abweichung von dem ursprünglichen Verhältnis zwischen Kern und Plasmamasse, der Kernplasmanorm. Die Entstehung der Kernplasmaspannung führt zur Teilung.

Nun findet aber während des Furchungsprozesses keine Nahrungsaufnahme von außen im Ei statt, obgleich eine ganze Anzahl von Teilungen rasch aufeinander folgen. Der Keim kann erst assimilieren, wenn Organe der Nahrungsaufnahme gebildet worden sind. So lange wird die zu den Teilungen notwendige Energie durch Stoffumsatz im Ei selbst gewonnen.

Die Kernplasmarelation hat nun nach R. Hertwig während der Wachstumsperiode des Eies selbst eine Verschiebung erlitten, die durch das Mißverhältnis des Wachstums zwischen Kern und Plasma in dem Reifei entstanden ist. Die so entstandene Kernplasmaspannung kann nun durch jede Entwicklungserregung, sei es Befruchtung oder Reiz zu parthenogenetischer Entwicklung ausgeglichen werden. Aber dieser Ausgleich geschieht, wie gesagt, durch eine Reihe von Teilungen, nicht durch eine einzige. Es entsteht natürlich die Frage, was zu diesem langsamen Ausgleich der Kernplasmaspannung beitragen kann, warum erst am Ende des Furchungsprozesses die Kernplasmanorm annähernd hergestellt wird. Um diese Frage zu entscheiden, ist es von Wert, für eine Reihe von Entwicklungsstufen die Beziehungen sowohl zwischen Plasma- und Kernmasse als auch die zwischen Plasma und Chromatinmasse zu bestimmen. Auch kann es wichtig sein, das Verhältnis von Chromatinmasse und Kernmasse zu untersuchen. Hier soll aber dann unter Kernmasse das gesamte Kernvolumen verstanden sein, nicht nur der Chromatininhalt des Kerns.

Es liegen in der Literatur außer den Untersuchungen R. Hertwigs und seiner Schüler nur wenige Arbeiten vor, die sich mit der Frage der Kernplasmarelation beschäftigen. An einem sich entwickelnden Organismus hat Boveri diese Beziehungen geprüft.

Boveri übertrug den von R. Hertwig an Protozoen gewonnenen Begriff der Kernplasmarelation auf die Metazoenzelle (1905) und fand

eine Reihe gesetzmäßiger Beziehungen zwischen Zellgröße und Kerngröße oder Chromosomengröße. Gerade das Verhältnis von Kerngröße und Chromosomengröße setzt einer direkten Bestimmung Hindernisse in den Weg. Boveris wertvolle Ergebnisse waren durch indirekte Schlüsse von der Kerngröße auf die Chromosomengröße gewonnen. Die Aufgabe lag nahe, einen direkten Weg, um die Chromosomengröße zu bestimmen, zu finden.

Zu diesem Zweck wurde auf Anregung des Geheimrats Professor R. Hertwig die folgende experimentelle Studie Winter und Sommer 1906/07 im Zoologischen Institut der Universität München ausgeführt. Es sollte versucht werden, die Chromosomengröße des Seeigeleies von der ersten Furchung bis zur Ausbildung des Pluteus zu bestimmen und die durch direkte Messung gefundenen Chromosomengrößen mit den von Boveri auf indirektem Wege erhaltenen Größenbestimmungen zu vergleichen.

Bis zu der von diesem Forscher 1903 ausgesprochenen Ansicht über die Größe der Chromosomen während der Zellteilungen sind meines Wissens keine bestimmten Meinungen hierüber ausgesprochen. Boveri sagt dort (S. 16) »Das Chromatin vermehrt sich zwischen zwei Teilungen — mag es viel oder wenig sein — ungefähr auf die doppelte Menge. Und diese Vermehrung ist also eine Funktion des Chromatins und nicht eines anderen Faktors der Zelle.« (Gesetz von dem proportionalen Kernwachstum.)

Die eigene Gestalt des Chromosoms war wenig beachtet worden; die Chromosomenzahl hatte vererbungstheoretischen Fragen zu liebe allein die Aufmerksamkeit auf sich gezogen. Durch Boveris (1905, S. 43) weitere Arbeit, die ein Gesetz zwischen Kerngröße und Chromosomenzahl aussprach, »Die Kernoberfläche ist direkt proportional der Chromosomenzahl und damit auch der in ihnen enthaltenen Chromatinmenge« wurden neue Fragen veranlaßt. Es war zu erörtern, ob die einzelnen Chromosomen gleichwertig seien, ob die Größe des einzelnen Chromosoms von seiner Bildung bei der ersten Teilung des Eies bis zu den Chromosomen sich teilender somatischer oder generativer Zellen des erwachsenen Tieres annähernd dieselbe sei. So hätte es das Gesetz von dem proportionalen Kernwachstum, das ich anführte, erfordert. Doch liegt die Frage nach der physiologischen und morphologischen Gleichwertigkeit der einzelnen Chromosomen außerhalb des Rahmens meiner Arbeit. Für mich kommt nur die zweite Fragestellung in Betracht. Dem Gesetz von dem proportionalen Kernwachstum widersprach Marcus (1906, S. 458) »Nun wachsen aber die Chromosomen

bei der Furchung nicht auf das doppelte ihrer ursprünglichen Größe heran, denn sie werden im Laufe der Furchung immer kleiner.« Beide Autoren hatten ihre verschiedenen Ansichten über die Größe der Chromosomen bei der Furchung des Seeigeleis durch indirekte Schlüsse gewonnen. Direkte Messungen waren von ihnen nicht gemacht. Meine Aufgabe verlangte nun eine genaue Bestimmung der Kern-, Chromosomen- und Zellgrößen, um die Massenbeziehungen zwischen Kern, Chromosomen und Plasma in dem sich entwickelnden Seeigelei zu prüfen. Ich möchte nicht unterlassen, Herrn Prof. R. Hertwig an dieser Stelle für sein anregendes Interesse und die Einführung in seinen Ideenkreis zu danken. Auch Herrn Dr. R. Goldschmidt bin ich für seine mich fördernden Ratschläge verpflichtet.

II. Methode der Untersuchung.

a. Materialgewinnung.

Das Material stammte von Seeigeln, die aus Rovigno zu Kurszwecken in das Münchener Zoologische Institut geschickt waren. Es wurde nur *Strongylocentrotus lividus* benutzt. Ungefähr drei gleich große Teile von Eiern desselben Tieres, die mit dem Sperma des gleichen Männchens befruchtet waren, wurden verschiedenen Kulturbedingungen ausgesetzt. Die erste Kultur wurde in einen Thermostaten von 10° C gesetzt, die zweite in einen andern von 20° C. Die dritte Zucht, die als Normalkultur dienen sollte, wurde in ein mit stubenwarmem Wasser gefülltes, großes Gefäß gesetzt. Die Temperatur des Wassers in dem umgebenden Gefäß betrug 15—16° C.

Daß die peinlichste Sauberkeit und Übereinstimmung in der Behandlung der drei Aufzuchten, die normale Plutei ergaben, stattfand, braucht nicht erwähnt zu werden. Die Zeitdauer, in der bestimmte Teilungsstufen erreicht wurden, notierte ich für jede der drei Kulturen. Genügendes Material derselben wurde fixiert. Nur Pikrinessigsäure diente bei diesen Kulturen vom 8. November 1906 zur Konservierung. Später erneute Kulturversuche wurden mit Seewassersublimat oder mit Pikrinessigsäure behandelt.

Meine Untersuchungen, die den später folgenden Tabellen zu grunde liegen, sind an der Aufzucht vom 8. November 1906 ausgeführt. Diese Eier zeigten selten Dispermie, wie ich an Schnitten feststellte. Ende Mai 1907 aus Rovigno geschickte Eier zeigten teil-

weise schon äußerlich Unregelmäßigkeiten bei der Furchung und auch abnorme Chromosomenverhältnisse. Vielleicht waren sie überreif oder irgendwie anders geschädigt.

Nach einigen Versuchen, ob ich an Schnitten oder Zertrümmerungspräparaten meine Messungen vornehmen sollte, entschied ich mich für die letztere Methode aus folgenden Gründen. Bettete ich die Eier und Larven ein, so kam zu der durch Fixierung verursachten Größenveränderung des Objekts noch eine zweite, durch den Einfluß der Wärme entstandene, hinzu. Bei den Messungen aber waren sicher nur kleine Längen- oder Breitendifferenzen zu erwarten. Um nun aber diese nicht zu verringern, beschränkte ich mich auf Messungen an Zertrümmerungspräparaten, weil ich Veränderungen der Chromosomengröße, die vielleicht durch das Einbetten entstehen konnten, vermeiden wollte. Gleiche Konservierungsdauer und Fixierungsflüssigkeit bewirkten an dem gesamten Material dieselben Größenveränderungen. Selbstverständlich sind die später gegebenen Zahlenwerte durch diesen nicht zu vermeidenden Fehler Verhältniszahlen. Gefärbt wurden die Zertrümmerungspräparate mit Boraxkarmin, Schnittserien, die ich zum Vergleich anfertigte, mit Eisenhämatoxylin.

Einen Punkt möchte ich gleich hier noch anschließen. Es war für mich die Hauptsache, für meine Messungen völlig gleiche Vorbedingungen bei den Kulturen, mit Ausnahme der Temperaturunterschiede, zu erhalten.

Einen in der Natur des Objektes liegenden Unterschied, die ursprünglichen Größendifferenzen der Seeigeleier, konnte ich nicht beachten. Da die Unterschiede nur minimal sind und ich meine Messungen auf eine relativ große Anzahl von Fällen ausdehnte, so wurde dieser Fehler ausgeglichen und Mittelwerte erzielt. Nach dem Gesetz der großen Zahlen ist dies ja statthaft.

b. Wahl der Vergleichsstadien.

Es ist bekannt, daß, abgesehen von den ersten Teilungsschritten bis zum Vierundsechzigzellenstadium, sich bei der weiteren Entwicklung der Seeigellarven nur schwer vergleichbare Stadien finden lassen. Die Bestimmung nach der Zeit läßt uns ganz im Stich, sowie wir Kulturen, die unter verschiedenen Temperaturverhältnissen gezüchtet sind, betrachten. Die Zellen der Wärmekultur bei 20° C teilen sich $2^1/_4$ mal so oft wie die der Kältekultur bei 10° C, wie Peter (06) angegeben hat. Eier, die sich gleich oft geteilt haben,

zum Vergleich heranzuziehen, ist nur bis zum 128 Zellenstadium mit einiger Sicherheit möglich. Bei weiteren Teilungsschritten macht eine genaue Zählung der Zellen Schwierigkeit. Daher müssen nur morphologisch ähnliche Vergleichsstadien gewählt werden. Bei den von mir gewählten Vergleichsstadien ist also nicht das gleiche Einteilungsprinzip zu Grunde gelegt. Die Stadien I—VI sind gleich in der Zahl der Teilschritte, die Stadien VII—XI aber nur nach dem morphologischen Wert vergleichbar. Für die Bestimmung der Zell-, Kern- und Chromosomengrößen wurden folgende Stadien in allen drei Zuchten gewählt.

I. 2 Zellenstadium
II. 4 » »
III. 8 » » (animaler Pol)
IV. 16 » » » »
V. 32 » » » »
VI. 64-128 » » » »
VII. Blastula ohne beginnende Mesenchymbildung.

Da auf dem Blastulastadium die Kerne in Form und Lagerung variieren, auch die Zellhöhen im optischen Schnitt am vegetativen Pol größer sind, so wurden solche Zellen bestimmt, die sich in der Äquatorialzone der Blastula befanden. Hier geht die animale Hälfte kontinuierlich in die vegetative über.

VIII. Ende des Blastulastadiums, nach Entwicklung der sogenannten Ektodermplatte, die nach kurzer Zeit in der Normalentwicklung invaginiert. Das Akron Zieglers ist schon gebildet. Der Urdarm ist noch nicht entstanden. Auch hier wurden möglichst äquatorial gelegene Zellen gewählt.

IX. Gastrulabildung mit noch nicht gebildeten Hydrocoeltaschen (Ektodermzellen).

X. Prismatische Gastrula (Ektodermzellen).

XI. Pluteus (Ektodermzellen).

Bei der Abgrenzung der morphologisch ähnlichen Vergleichsstadien war mir die Arbeit von Schmidt (1904) eine wertvolle Hilfe.

In den folgenden Tabellen werde ich mit Blastula I das erste Blastulastadium, mit Blastula II das zweite bezeichnen, ebenso bei den beiden Gastrulationsstufen, um bequeme Benennungen zu erhalten.

c. Art der Messungen.

Zell-, Kern- und Chromosomengrößen konnten wegen ihrer ungeheuren Größenunterschiede nicht mit den gleichen Objektiven

gemessen werden. Deshalb war ich genötigt, sämtliche Werte auf absolute Maße umzurechnen, um sie vergleichen zu können. Die Kerngrößen waren am leichtesten zu bestimmen; ein oder zwei Durchmesser des Kerns, je nachdem er rund oder ellipsoid war, wurden bestimmt. Bei den ellipsoiden Kernen wurde das halbe Mittel als Radius angesehen. Ich maß zwischen 50 und 100 Kerne, je nach der größeren oder geringeren Veränderlichkeit der gefundenen Zahlen, von jedem der elf Stadien in den drei Kulturen. So erhielt ich folgendes, aus meinen Protokollen beliebig herausgegriffene Resultat. Normalkultur: Zeiss Apochr. homogene Immersion 1,5. Compensationsocular 4. Kerndurchmesser in Teilstrichen des *Ocularmikrometers*.

64—128 Zellenstadium

5,2	5,6	5,6	4,6	5,2	5,4	5,6
5,4	5,6	5,6	4,6	5,6	5,2	5,6
5,6	5,6	5,6	5,6	5,6	5,6	5,6
5,4	5,4	5,4	5,6	5,4	5,4	5,4
5,4	5,2	5,4	5,4	5,6	5,4	5,6
5,6	5,4	5,2	5,4	5,6	5,4	5,4
5,6	5,4	5,2	5,4	5,6	5,6	5,6
5,4	5,4	5,6	5,6	5,6	4,6	5,2
5,4	5,6	5,6	5,2	5,6	4,6	5,6
5,6	5,6	5,6	5,6	5,4	5,6	5,4
5,6	5,6	5,6	5,4	5,6		

Es ergaben sich also

36	Durchmesser	zu 5,6	Teilstrichen	= 201,6	Teilstriche
8	»	» 5,2	»	= 41,6	»
26	»	» 5,4	»	= 140,4	»
4	»	» 4,6	»	= 18,4	»
74	Durchmesser			402,0	Teilstriche

Der mittlere Durchmesser betrug:

d_t = 5,43 Teilstriche des Ocularmikrometers
r_t = 2,715 » » »

Diese Größe, die auf Teilstriche des Objektivmikrometers umgerechnet wurde, ergibt 3,8825 μ. Es entsprachen in diesem Fall 1 Teil-

strich des Ocularmikrometers 1,43 Teilstrichen des Objektivmikrometers. In den Tabellen habe ich im allgemeinen bei der dritten Dezimale abgerundet, um bessere Übersicht zu gestatten.

Schwieriger und bei weitem mühsamer war die Bestimmung der Chromosomengröße. Drei Dimensionen der Seeigelchromosomen waren zu messen. Sehr oft ist das Chromosom bei *Strongylocentrotus lividus* ein gerades, mehr oder minder gleich dickes Stäbchen im Zertrümmerungspräparat. Ich wählte mir, um Gleichartigkeit zu erzielen, stets gerade Stäbchen, und zwar maß ich nur dann Chromosomen, wenn der Kernteilungsprozeß auf dem Stadium der Äquatorialplatte angelangt war. Zur Wahl dieses Stadiums wurde ich durch folgende Überlegungen bestimmt. Die sichere Umschriebenheit dieser Phase gibt einen guten Anhalt zu Messungen. Der Amphiasterzustand, während dessen sich die Äquatorialplatte bildet, ist zwar von kürzerer Dauer als der Monasterzustand, wie die auf Seite 116 aufgestellte Tabelle zeigt. Aber dieser ist kein Ruhestand, wie Kostanecki (07, S. 657) hervorgehoben hat. Die Sonderung des Chromatins in Kernsegmente und die Bildung der Kernspindel fällt in das Monasterstadium. Also ist dies Stadium trotz seines häufigen Auftretens für Messungen ungeeignet.

Ferner habe ich nicht meine Messungen an Tochterchromosomen ausgeführt, weil hier die Breiten- oder Tiefenmaße noch geringere Dimensionen zeigen und ferner das Stadium gegen die Zeit der Umwandlung der einzelnen Chromosomen in Kernbläschen nicht sicher abzugrenzen ist.

Ich war mir bewußt, daß die einzelnen Chromosomen ein und derselben Äquatorialplatte nicht gleich groß sind. Eine Regelmäßigkeit in der Anzahl von großen und kleinen Chromosomen fand ich nicht. Ich sah bei den vielen Äquatorialplatten, die ich aufsuchte, daß eine Äquatorialplatte nicht als das einheitliche Gebilde sogleich auftritt, was gewöhnlich mit diesem Namen bezeichnet wird. Die Äquatorialplatte ändert sich während ihrer Existenz als solche. Sie wird breiter, die Mutterchromosomen rücken in der Äquatorialebene voneinander ab. Daher ist zum Messen die Phase am besten, die kurz vor der Metakinese liegt. Hier zeigt sich die Gestalt der Chromosome am deutlichsten. Die Teilung der Mutterchromosomen findet im allgemeinen nicht zu gleicher Zeit statt. Es gibt voraneilende und zurückbleibende Chromosomen, gerade wie in der Äquatorialplatte sich größere und kleinere, gestreckte und gebogene finden. Über den Betrag dieser Größenunterschiede berichte ich noch. Häufig

waren die kleineren Chromosomen die dickeren, wodurch ihre geringe Länge compensiert wurde.

Ich suchte aus den im Nelkenöl befindlichen Eiern oder Larven möglichst gleiche Stadien heraus, legte sie unter ein Deckglas mit Wachsfüßchen, bestimmte nochmals mit Objektiv DD Zeiß oder hom. Imm. Apoch. 1,5. Comps. 4 das Stadium genauer und isolierte mir unter dem Deckglas die betreffenden Objekte durch Rollen, indem ich durch Saugen mit einer Pipette alle ungeeigneten Objekte entfernte. Hierbei vermied ich, viel Nelkenöl unter dem Deckglas zu haben. Mit einem Druck der Linse DD (Zeiß) zertrümmerte ich die Objekte, die durch langes Liegen in Nelkenöl vorbereitet und brüchig geworden waren. Ich suchte dann mit Zeiss Apochr. 1,5, Compensationsocular 4—18 — bei Larven mit den stärkeren Ocularen — eine Spindel, die womöglich nur teilweise erhalten war. Mit dem Zeißschen Zeichenapparat zeichnete ich dann mit möglichst hartem Bleistift bei sehr starker Beleuchtung die Konturen der Chromosomen auf Arbeitstischhöhe. Die gleiche Stellung des Spiegels, dieselbe Lage des Papiers und Tubuslänge wurde stets beibehalten. Ich konnte nur Länge und Breite des Chromosoms zeichnen. Die Tiefenmessung ist mir nicht geglückt. Ich hatte zwar längere Zeit versucht, ein durch Zufall in der Mitte durchbrochenes Chromosom zu finden oder auf irgend eine Weise eine Verschiebung des Chromosoms aus seiner Tiefenlage zu erzielen. Da aber die Chromosomen fest im Protoplasma eingebettet liegen, mußte ich diese Versuche aufgeben und Breite gleich Tiefe setzen. Ich möchte hier noch nachtragen, was ich unter Breite eines Chromosoms verstehe. Unter Breite soll diejenige Ausdehnung angesehen werden, die zu der späteren Teilungsebene des Chromosoms senkrecht steht. Durch diese Festlegung sind also auch die anderen Richtungen bestimmt.

Es ist möglich die Chromosomenbreiten zu bestimmen, wiederholte Angaben finden sich in der Literatur. Fischer (1899, S. 253—255) gibt zusammengetragene Daten über Breite von Chromosomen, es handelt sich zwar hier um pflanzliche Elemente. Fick (05, S. 187) hat die Chromosomenbreite von *Salamandra*, *Ascaris* usw. gemessen; ihre Breite schwankt zwischen 1 und 2 μ. Volumberechnungen der Chromosomen gibt Janssens (1905). Janssens faßt die Gestalt der Chromosomen von *Batrachoseps attenuatus* als Cylinder auf, er mißt Höhe und Radius des Cylinders. Die Chromosomen von *Strongylocentrotus lividus* haben aber, wie schon erwähnt, die Gestalt von Stäbchen, würde ich sie als Cylinder auffassen, so würde ich zu

kleine Volumina erhalten. Ich war entweder gezwungen, diesen Fehler zu machen oder Breite gleich Tiefe zu setzen, was ja eine andere Fehlerquelle sein kann. Vielleicht ist es an einem andern Objekte, bei Nachprüfung meiner Arbeitsergebnisse möglich, größere und leichter in den Protoplasmarinnen bewegliche Chromosomen zu finden.

Um nun mein Meßverfahren zu erläutern, wähle ich ein bestimmtes Beispiel und zwar ein Ei auf dem 32 Zellenstadium. 96 Chromosomen aus verschiedenen Äquatorialplatten wurden mit dem Zeichenapparat nach den am Anfang erwähnten Vorschriften gezeichnet. Länge und Breite wurden dann mit dem Zirkel an feste Maßstäbe angetragen, die der gewählten Vergrößerung entsprachen. Für das gewählte Beispiel gelten folgende Zahlen:

Normalkultur. Hom. Imm. 1,5 Comp. 6

Länge:	26 Zeichnungen	mit 5 μ	=	130 μ
	42 »	» 4,5 »	=	189 μ
	28 »	» 4 »	=	112 μ
	96 Zeichnungen			mit 431 μ

Die mittlere Länge betrug daher 4,46 μ

Da die Breite des Chromosoms auf diesem Stadium 1 μ betrug und ich Breite gleich Tiefe setzte, so betrug das Volumen eines einzelnen Chromosoms ungefähr 4,46 μ^3 im Mittelwert. Um nicht voreingenommen zu sein, berechnete ich die Volumina der Chromosomen für alle Stadien in den verschiedenen Kulturen erst, nachdem ich sämtliche Messungen beendet hatte. Ich gebe die Tabellen ohne jede Änderung, obgleich ich später zu besprechende Punkte gern nachgeprüft hätte. Für die wichtigsten Ergebnisse sind sie von keiner Bedeutung.

Es ist an dieser Stelle noch zu besprechen, ob es überhaupt erlaubt ist, Mittelwerte weiteren Berechnungen zu grunde zu legen. Die Längenunterschiede der einzelnen Chromosomen, wie es das gegebene Beispiel zeigt, betragen 0,5 bis 1 μ. Bei einem so frühen Entwicklungsstadium wie es das hier gewählte 32 Zellenstadium ist, sind diese Größenunterschiede natürlich bedeutender als beim Pluteusstadium, wo sie unter die Grenze des Meßbaren aber nicht des Sichtbaren fallen. Die Größenunterschiede sind durch Zufälligkeiten im Wachstum hervorgerufen, die nicht berechtigen, verschiedene Arten von Chromosomen anzunehmen. Ich habe bei den vielen Äquatorialplatten, die ich gemessen, nie solche mit gleichgroßen Chromosomen-

paaren gesehen; bei der Kleinheit des Objekts und der dichtgedrängten Lage der einzelnen Chromosomen in der Äquatorialplatte ist es fast unmöglich, in einem Totalpräparat über diesen Punkt exakte Aussagen zu machen. Jedenfalls fallen die Form- und Längenveränderungen nicht so in das Gewicht, um den Mittelwert unbrauchbar zu machen.

Nach Angabe von Boveri (1905), der 16—18 Chromosomen als reduzierte Chromosomenzahl des *Strongylocentrotus lividus* angibt und nach meinen eigenen Zählungen habe ich für meine Tabellen dort, wo es sich um die Chromatinmenge einer Zelle handelte, das Volumen des einzelnen Chromosoms mit 18 multipliziert, da nach der jetzt herrschenden Anschauung die Hälfte der in der Äquatorialplatte enthaltenen Chromatinmenge in die Bildung der Tochterzellen eingeht.

Zur Bestimmung der Zellgrößen mußten verschiedene Methoden gewählt werden, da die Form der Zellen bei den einzelnen Stadien verschieden ist. Bei den 2, 4, 8, 16 Zellenstadien wurden der kürzeste und längste Durchmesser einer Zelle gemessen und das halbe Mittel bestimmt. Dies wurde als Durchmesser der zu berechnenden Zelle angesehen, die also als Kugel aufgefaßt wurde. Die Zellen des 32 und 64 Zellenstadiums konnten als Pyramiden aufgefaßt werden. Die nach außen gewandte Zelloberfläche betrachtete ich als Basis der Pyramide. Da die polygonale Fläche, die durch die Zelloberfläche gebildet wird, zu unregelmäßig ist, um eine Ausrechnung zu gestatten, berechnete ich den eingeschriebenen Kreis. Zwei Durchmesser wurden bestimmt und das halbe Mittel als Radius angesehen. Als Pyramidenhöhe nahm ich die Dimension der Zelle in radialer Richtung. Da die Berechnungen sehr schematisch ausfallen mußten, so berechnete ich das Volumen der einzelnen Zelle im 2, 4, 8, 16, 32, 64 Zellenstadium noch auf einfachere Weise. Das Gesamteivolumen teilte ich in so viele Teile, wie sie dem jeweiligen Stadium entsprachen. Diese Werte sind eingeklammert neben die andern von mir berechneten gesetzt. Sie beachten nicht den Größenunterschied zwischen den animalen und vegetativen Zellen des Seeigeleis, auch wird der Umstand vernachlässigt, ob nicht durch Wasserauf- oder abnahme im Lauf der Teilung eine Volumveränderung bewirkt wird. Eine solche Volumänderung glaube ich bei der Zweiteilung zu bemerken.

Diese beiden Berechnungsarten enthalten Fehler; da aber die Protoplasmamasse des Eies im Verhältnis zur Chromatinmasse unverhältnismäßig groß ist und die frühen Stadien in meinen Folgerungen

nur selten herangezogen werden, so lassen sich die berechneten Werte für meine Zwecke verwenden.

Sicherer ist die Berechnung der Zellgröße in den Blastula-, Gastrula- und Pluteusstadien. Die Zelle wurde als prismatischer Körper aufgefaßt, bei dem durch Rollen des Objekts drei Dimensionen zu bestimmen waren. Als Beispiel diene folgendes Stadium.

Gastrula II, ZEISS Apochr. 1,5. Comps. Oc. 4. (Ektodermzellen.)

Kältekultur.

Höhe in Teilstrichen.

6,8	6,8	6,8	6,8	6,5	6,5	
6,8	6	6,5	6,8	6,8	6	
6,5	6,5	6,5	6,5	6	6,5	
6,5	6	6	6,5	6,8	6,5	6,5
6	6,8	7	7	6,8	7	6,8
6,5	6,8	6,5	6,5	6,8	6,5	6,8
6,5	6,5	6,5	6,8	6,8	6,8	6,8
6,8	6,8	6,8	6,8	6,8	6,8	6,8
6,8	6,8	6,8	6,8	6,8	6,8	6,8
6,8						

Breite in Teilstrichen.

3,5	4	4	4	3,5	3,5	3,5
4	3,5	3,5	3,5	3,5	3,5	3,5
4	3,5	3,5	4	3,8	3,5	3,5
3,5	4	3,8	3,5	3,8	3,5	3,5
3,8	3,5	4	4	4	3,5	3,5
3,5	4	3,5	3,5	3,5	4	4
4	3,5	3,5	3,5	3,5	3,5	3,5
4	4	4	4			

Tiefe in Teilstrichen.

2,4	2,5	2,4	2,5	2,4	2,4	2,4
2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4
2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,5
2,4	2,4	2,4				

Mittelwert für die Höhe in Teilstrichen

$$h_t = 6{,}74$$

Mittelwert der Breite in Teilstrichen

$$b_t = 3{,}82$$

Mittelwert der Tiefe in Teilstrichen

$$
\begin{aligned}
t_t &= 2{,}4 \\
\log h_t &= 0{,}82866 \\
\log b_t &= 0{,}58206 \\
\log t_t &= 0{,}38021 \\
3 \log 1{,}43 &= 0{,}46602 \\
\hline
\log V &= 2{,}25695 \\
v &= 180{,}7\ \mu^3
\end{aligned}
$$

Einem Teilstrich des Ocularmikrometers entsprachen bei diesem Beispiel 1,43 μ.

III. Besprechung der Resultate an der Hand der Tabellen.

a. Aufstellung der Haupttabellen.

Die ersten drei Tabellen geben von der Kälte-, Zimmer-, und Wärmekultur die Daten für

1. den Kernradius,
2. das daraus berechnete Kernvolumen,
3. den Zellradius, der aus dem gefundenen Zellvolumen berechnet ist,
4. Zellvolumen,
5. Chromosomenlänge,
6. Chromosomenbreite,
7. Volumen des einzelnen Chromosoms.

Die vierte Tabelle gibt für alle drei Kulturen die Zeit an, welche von der Befruchtung bis zu der Entwicklung der bestimmten Stadien verflossen ist. Die zweite Spalte der Tabelle enthält die Zwischenzeiten zweier aufeinanderfolgenden Teilungsschritte.

Kältekultur 10° C.

Entwicklungsstadien	Kernradius	Kernvolumen	Zellradius	Zellvolnmen	Chromosomenlänge	Chromosomenbreite	Volumen des einzelnen Chromosoms
2 Zellenstd.	13.88 μ	10037 μ^3	29,383 μ	106250 μ^3	8,53 μ	1,5 μ	19,17 μ^3
4 » »	7,264 »	1605,8 »	23,855 »	51063 »	6,41 »	1.3 »	10,83 »
8 » »	6,362 »	1081,0 »	18,33 »	26290 »	5,78 »	1,2 »	8,32 »
16 » »	5,844 »	837,8 »	13,35 »	9973 »	5,3 »	1,2 »	7,24 »
32 » »	5.76 »	803.6 »	11,29 »	6023 »	4,54 »	1,1 »	5,46 »
64—132 »	5.41 »	529.7 »	8.616 »	2685.5 »	4.5 »	1.0 »	4,51 »
Bl. I	4,791 »	460.5 »	6,842 »	1343 »	4.43	0,9 »	3,589 »
Bl. II	4.297 »	332,4 »	5,002 »	549,7 »	4,32 »	0,8 »	2,765 »
G. I	2,97 »	117,39 »	4,118 »	292,5 »	3,07 »	0,8 »	1,92 »
G. II	2,466 »	62,87 »	3.507 »	180,7 »	2,864 »	0,6 »	1,003 »
Pluteus	1,9 »	28,73	3,043 »	118 »	1,68 »	0,5 »	0,41045 »

Normalkultur 15°—16° C.

Entwicklungsstadien	Kernradius	Kernvolumen	Zellradius	Zellvolumen	Chromosomenlänge	Chromosomenbreite	Volumen des einzelnen Chromosoms
2 Zellenstd.	12,584 μ	8347,2 μ³	28,8 μ	100000 μ³ (99450)[1] »	8,53 μ	1,5 μ	19,17 μ³
4 » »	7,034 »	1598,0 »	22,7 »	43000 » (49725) »	6,12 »	1,3 »	10,343 »
8 » »	6,16 »	956,8 »	17,47 »	22343 » (24862) »	5,78 »	1,2 »	7,906 »
16 » »	5,17 »	578,8 »	13,074 »	9361,6 » (12432) »	5,147 »	1,0 »	5,147 »
32 » »	4,92 »	500,8 »	10,47 »	4814 » (6216) »	4,46 »	1,0 »	4,46 »
64—132 »	3,88 »	245,14 »	7,309 »	1633,5 » (1556,3108) »	4,27 »	0,9 »	3,458 »
Blastula I	2,92 »	103,23 »	5,66 »	759,5 » (778) »	3,76 »	0,8 »	2,406 »
» II	2,232 »	46,58 »	3,586	193,3 » (194) »	3,2 »	0,8 »	2,083 »
Gastrula I	2,05 »	36,07 »	3,321 »	152,6 »	2,28 »	0,8 »	1,459 »
» II	1,81 »	25,03 »	3,0758 »	121,8 »	2,00 »	0,5 »	0,5 »
Pluteus	1,62 »	17,81 »	2,44 »	53,0 »	1,00 »	0,45 »	0,2042 »

Wärmekultur 20° C.

Entwicklungsstadien	Kernradius	Kernvolumen	Zellradius	Zellvolumen	Chromosomenlänge	Chromosomenbreite	Volumen des einzelnen Chromosoms
2 Zellenstd.	11,984 μ	7208,1 μ³	28,751 μ	99500 μ³	8,52 μ	1,5 μ	18,50 μ³
4 » »	7,157 »	1535,7 »	21,55 »	42000 »	6,02 »	1,2 »	8,942 »
8 » »	6,26 »	1027,5 »	16,55 »	20060 »	5,49 »	1,2 »	6,323 »
16 » »	4,871 »	490,1 »	11,85 »	6968 »	3,47 »	1,2 »	5,007 »
32 » »	4,669 »	338,64 »	9,36 »	3401 »	2,53 »	1 »	2,53 »
64—132 »	2,739 »	86,02 »	6,541 »	1169 »	1,85 »	1 »	1,85 »
Blastula I	1,863 »	27,23 »	4,778 »	457,7 »	1,22 »	1 »	1,22 »
» II	1,59 »	16,84 »	3,318 »	153 »	1,06 »	1 »	1,06 »
Gastrula I	1,57 »	16,24 »	2,905 »	104,1 »	0,92 »	1 »	0,92 »
II	1,56 »	15,9 »	2,894 »	80,62 »	0,682 »	0,7 »	0,3345 »
Pluteus	1,308 »	9,622 »	2,2 »	41,63 »	0,553 »	0,5 »	0,1382 »

[1] Die eingeklammerten Werte sind die Werte für die Zellgrößen, die durch Aufteilung des Eis in 2, 4, 8 ... Teile gewonnen wurden. Eidurchmesser : 19. 4.26 Ausgangspunkt.

Entwicklungszeit und Zwischenräume der einzelnen Teilungen.

Entwicklungsstufe	Bis zum Auftreten des Monasters 15 Minuten — Kälte: Zeit nach Befruchtung	Kälte: Zeit zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen	Normal: Zeit nach Befruchtung	Normal: Zeit zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen	Wärme: Zeit nach Befruchtung	Wärme: Zeit zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen
2 Zellenst	2h 20′	140′	1h 40′	100′	1h 40′	100′
4 »	3h 10′	50′	2h 20′	40′	2h 20′	40′
8 »	4h 15′	65′	3h 10′	50′	2h 50′	30′
16 »	5h 40′	95′	4h 24′	74′	3h 40′	50′
32 »	8h 20′	164′	6h 13′	109′	5h 30′	110′
64—128 »	18h	580′	8h 8′	115′	7h 10′	100′
Bl. I	31h 40′	1060′	10h 40′	152′	9h 20′	110′
Bl. II	53h 20′	1120′	14h 30′	230′	13	220′
G. I	86h 06′	1900′	27h 10′	350′	19h 30′	390′
G. II	122h 50′	2210′	36h 20′	550′	26h 20′	410′
Pl.	143h [1]	1230′	49h 34′	795′	45h 00′	700′

b. Gemeinsame Züge der Haupttabellen.

Gemeinsame Züge ergeben sich bei der Betrachtung der einzelnen Tabellen.

Die Gesamtmasse des Chromatins hat während des Furchungsprozesses zugenommen, da die Zellenzahl sich stark vergrößert hat. Es fällt auf, daß die Größe der Chromosomen mit jedem Teilungsschritt abnimmt, sodaß sich zwischen der Chromosomengröße auf dem Pluteusstadium und der ersten Spindel ein gewaltiger Unterschied findet. Dies zeigen alle drei Kulturen. Die Chromosomen auf dem Pluteusstadium haben nur $^1/_{40}$ des Volumens von den Chromosomen der ersten Spindel.

Beachtenswert ist die geringe Größe der Chromosomen bei der zweiten Teilung. Es hat hier sich nur ein geringes Wachstum der Chromosomen während der Kernruhe, die nach der ersten Teilung folgt, gezeigt. 19,17 μ^3 betrug das Volumen des einzelnen Chromosoms in der Zimmerkultur, als die erste Äquatorialplatte gebildet war, 10,343 μ^3 finden wir als Volumen der Chromosomen der der Vierteilung vorausgehenden zweiten Äquatorialplatte. Diese Erscheinung ist aber eine Ausnahme, das Wachstum des einzelnen Chromosoms zwischen zwei aufeinander folgenden Teilungen ist bei den späteren

[1] Hier wurde die Kultur abgebrochen, also relativ früher als die beiden andern.

Teilschritten ein größeres. Immerhin wird nie die Größe erreicht, die das Chromosom vor der vorausgegangenen Teilung besaß. Im ersten Blastulastadium beträgt das Volumen des einzelnen Chromosoms 2,406 μ^3 in der Zimmerkultur, dagegen war die Chromatinmasse eines einzelnen Chromosoms des II. Blastulastadiums noch 2,083 μ^3 groß. Es liegen, wie es die Messungen der Zellengröße der betreffenden Stadien zeigen, sicher 2 Zellteilungen zwischen den gewählten Stadien. Es findet also ein Anwachsen des Chromatins nahezu auf das frühere Maß statt, wie es Boveri (1905) allgemein für alle Teilungen angenommen hat.

Ein weiterer in die Augen fallender Punkt ist folgender. Die Chromosomenlänge ist nicht auf gleichen Stadien in den drei Versuchskulturen dieselbe, wenn wir von den Anfangsstadien absehen. Vergleichen wir die Chromosomenlänge der Wärme-, Zimmer- und Kältekultur auf dem II. Gastrulastadium, so verhalten sich die Längen wie 1 (W) : 3 (Z) : 4 (K). Dagegen haben sich die Längenverhältnisse der Chromosomen im Pluteusstadium so verschoben, daß sie sich wie 1 (W) : 2 (Z) : 3 (K) verhalten. Die Differenzen der Länge der Chromosomen in den drei verschiedenen Kulturen sind also im Lauf der Entwicklung geringer geworden. Dies ist nicht auffällig, da das Chromosom an sich kleiner wird, während aus dem Ei der Pluteus sich bildet. Das großzellige Kältetier hat mehr Chromatin in seinen größeren Kernen als das kleinzellige Wärmetier in seinen kleinen Kernen. Ob hier eine Compensierung durch die Dicke des einzelnen Chromosoms erreicht wird, ob also in gleichen Stadien der drei verschiedenen Kulturen gleiches Chromosomenvolumen jeder Zelle doch erzielt wird, scheint nach meinen Messungen ausgeschlossen. Es darf hier nicht übersehen werden, daß die Endwerte der in den Listen angeführten Chromosomendicke bei allen drei Kulturen 0,5 μ betragen. Da aber das »Kältechromosom« auf dem Pluteusstadium drei mal so lang ist, wie schon oben erwähnt, so bleibt es relativ schlanker. Die Kürze und die im Vergleich zu ihrer Kürze auffallende Dicke der Wärmechromosomen führt zu Verklumpungen der Spindeln in den späteren Stadien, die eine Messung besonders im Pluteusstadium erschweren. Eine Erklärung dieser Verklumpungserscheinungen zu versuchen, wäre wohl nach dem Stande der physikalischen und chemischen Kenntnisse von den Eigenschaften des Chromatins verfrüht.

Jedenfalls bleibt die Tatsache beachtenswert, daß sich unter verschiedenen Zuchtbedingungen das Chromosomvolumen der einzelnen Zelle verändern läßt. Wie diese Veränderungen mit

den Verschiebungen der Kern- und Zellgrössen in den betreffenden Kulturen zusammenhängen, in welcher Weise sich die Kernplasmarelation verschiebt, soll im Folgenden erörtert werden.

c. Verhältnisse der Kern-, Chromosomen- und Zellvolumina der einzelnen Kulturen zueinander.

1. Vergleich der Zellvolumina der einzelnen Kulturen zueinander.

Entwicklungsstadien	Zellvolumina	Kernvolumina	Chromosomen-volumina
	K Z W	K Z W	K Z W
2 Zellenstadien . .	1,069 : 1,005 : 1	1,393 : 1,197 : 1	1,03 : 1,03 : 1
4 » » . .	1,186 : 1,027 : 1	1,305 : 1,035 : 1	1,21 : 1,16 : 1
8 » » . .	1,311 : 1,114 : 1	1,052 : 0,9312 : 1	1,07 : 1,04 : 1
16 » » . .	1,433 : 1,344 : 1	1,708 : 1,184 : 1	1,44 : 1,03 : 1
32 » » . .	1,772 : 1,426 : 1	2,373 : 1,482 : 1	2,2 : 1,7 : 1
64—132 » . .	2,302 : 1,399 : 1	6,158 : 2,856 : 1	2,4 : 1,87 : 1
Blastula I	2,934 : 1,654 : 1	17,31 : 3,792 : 1	2,9 : 1,9 : 1
» II . . .	3,593 : 1,235 : 1	24,85 : 2,766 : 1	2,6 : 1,9 : 1
Gastrula I . . .	2,809 : 1,466 : 1	7,29 : 2,221 : 1	2,2 : 1,6 : 1
» II . .	2,270 : 1,510 : 1	3,923 : 1,575 : 1	3,0 : 1,51 : 1
Pluteus	2,707 : 1,273 : 1	2,993 : 1,849 : 1	2,99 : 1,48 : 1

Die erste Spalte der Tabelle gibt die Verhältnisse der Zellvolumina der einzelnen Kulturen zu einander an. Die Zahlen sind auf folgende Weise gewonnen. Als Einheit wurde jedesmal das Volumen des betreffenden Stadiums der Wärmekultur aufgefaßt und die Volumina der Normal- und Kältekultur darauf bezogen. Es ist schon von Marcus (1906) erwähnt, wie auffallend die Unterschiede in den Größenverhältnissen der Zellen bei den verschiedenen Kulturen sind. Doch werden die Unterschiede erst im Laufe der Entwicklung sichtbar. Während noch auf dem 16-Zellenstadium die Größenverhältnisse der Furchungskugeln in der Wärme-, Zimmer und Kältekultur sich wie 1 : 1,3 : 1,4 verhalten — Differenzen, die sich durch die Art der Messungen erklären —, sind die Verschiebungen auf dem I. Blastulastadium bis auf 1 (W) : 1,6 (Z) : 1,7 (K) gelangt. Es ist zu beachten, daß das erste Stadium sowohl für das Wärme-, Zimmer- und Kältei eine Entwicklungsstufe vorstellte, bei der die Zellzahl

gleich war, während das I. Blastulastadium nur ein in den einzelnen Kulturen morphologisch ähnliches Stadium darstellte, bei dem die Zellzahl jedoch verschieden ist.

Exakt würde der Vergleich erst werden, wenn man entweder morphologisch ähnliche oder an Zellzahl gleiche Stadien der gesamten Entwicklungsreihe auf verschiedenen Punkten untersucht, wie es Marcus getan hat. Marcus, der nur das Blastulastadium von *Strongylocentrotus lividus* mit beginnender Mesenchymbildung und das Gastrulastadium mit Anfängen der Enterohydrocoelausstülpung genau untersucht hat, gibt für sein erstes Stadium die Werte 1 (W) : $1^1/_2$ (Z) : $2^1/_2$ (K). Da seine Kulturbedingungen nicht mit den meinigen übereinstimmen — er zog seine Tiere bei 9° C, 17 — 19° C, 22° C auf — auch das erste von ihm untersuchte Stadium morphologisch älter war als das meinige, so ist es klar, dass seine Werte mit den meinigen nicht ganz übereinstimmen können. Annähernd ähnlich sind ja die Schwankungen der Zellgröße auf den Blastulastadien nach Marcus 1 : $1^1/_2$: $2^1/_2$, nach meinen Messungen 1 : 1,6 : 2,9. Die vorhandene Übereinstimmung ist um so erfreulicher, da Marcus die Zellgröße auf eine von der meinigen abweichenden Weise bestimmte.

Er zählte die Kerne der Blastula im größten optischen Durchschnitt, berechnete die Peripherie der Blastula und dividierte diese durch die entsprechenden Kernzahlen. So erhielt er die lineare Zellbreite, die nach ihm gleich der Zelltiefe ist. Er quadrierte den Wert und erhielt so die Zellgröße, die mit der noch unbekannten Gesamtzellenzahl multipliziert, die bekannte Oberfläche der Blastula ergab. So gewann Marcus die Werte 1650, 1045, 680 für Wärme-, Zimmer- und Kältekulturen für die Zahl der Zellen. Da weiter wie von ihm (S. 449) bewiesen, die Zellgröße umgekehrt proportional der Zellzahl war, so ergaben sich die erwähnten Verhältnisse $2^1/_2$: $1^1/_2$: 1 für Kälte, Zimmer und Wärme, zu denen die meinigen 2,9 : 1,6 : 1 annähernd stimmen. Jedenfalls steht fest, daß bedeutende Größenunterschiede in den Zellvolumina der drei Kulturen auf morphologisch ähnlichen Stadien bestehen, die sich wohl auch kaum bei fortschreitender Entwicklung ausgleichen werden. Ist doch bei dem von mir gewählten II. Gastrulastadium der Unterschied noch wie 2,2 : 1,5 : 1. Selbstverständlich sind bei diesen weiteren Teilungsschritten die Zellen an sich kleiner geworden, also diese Unterschiede, absolut genommen, größer.

Daß sich für alle untersuchten Stadien keine gemeinsame Verhältniszahl ergeben hat, daß man also einfach sagen könnte, bei

Kältetieren sind die Zellen beinahe dreimal so groß wie bei Wärmetieren unter den vorausgesetzten Temperaturgrenzen, mag daran liegen, daß zwei morphologisch verschiedenwertige Gruppen von Stadien untersucht werden mußten. Ich habe darauf hingewiesen, daß die 2, 4, 8, 16, 32, 64 — 128 Zellenstadien in allen drei Kulturen gleichviele aber verschieden große Zellen haben, während die übrigen untersuchten Stadien der drei Kulturen verschieden viele und daneben auch ungleich große Zellen besitzen.

Die erste Gruppe zeigt ein langsames Größerwerden der Zellen der Kältetiere im Vergleich zu denen der Wärmetiere. Das Verhältnis der Zellgrößen der einzelnen Kulturen beträgt im Zweizellenstadium 1 (W) : 1,005 (Z) : 1,006 (K), die Unterschiede wachsen im 64—128 Zellenstadium auf 1 (W) : 1,399 (Z) : 2,302 (K). Es ist hier nicht zu vergessen, daß das 64—128 Zellenstadium von den Kältetieren in 18 Stunden erreicht wurde, die Wärmetiere aber eine mehr als eine $^1/_2$ mal kürzere Zeit gebrauchten. Die vermehrte Flüssigkeitsaufnahme der Kältezellen geht also Hand in Hand mit einer längeren Entwicklungsdauer.

Ich möchte hier noch auf einen Mangel der Versuchsanordnung hinweisen, der sich nicht vermeiden läßt. Die Befruchtung des gesamten Eimaterials mußte bei Zimmertemperatur erfolgen. Die Eier der Wärme- und Kältekulturen nahmen nun während der ersten Teilungsschritte die Temperatur des Thermostaten an, so daß sich die Verschiedenheit der Kulturbedingungen erst allmählich herstellt. Daher erklärt sich das so überaus langsame Anwachsen der Verhältniszahlen der Zellgröße.

Während die erste der auf ihre Zellgröße untersuchten Gruppen für die Kältetiere absolut größere Zellen zeigte, lehrt ein Blick auf die Tabelle, daß die zweite der untersuchten Gruppen andere Erscheinungen darbietet. Die Kältetiere haben auch hier größere Zellen als die Wärmetiere, die Zellgrößen verhalten sich — nehmen wir das I. Gastrulastadium heraus — wie 1 (W) : 1,4 (Z) : 2,8 (K).

Das Kältetier hat also ungefähr 3mal größere Zellen als das Wärmetier, aber eine kleinere Anzahl von Zellen. Marcus hat bei Blastulen von *Strongylocentrotus lividus*, die in Kälte-, Wärme- und Zimmertemperatur aufgezogen waren, nachgewiesen, daß die Zellzahlen der drei verschiedenen Kulturen den Zellgrößen umgekehrt proportional sind. Es ist leider unmöglich, die Zellzahl der Gastrula oder des Pluteus mit annähernder Genauigkeit festzustellen. Daher kann man vielleicht annehmen aber nicht beweisen, daß auch die

Zellgröße in den Gastrula- oder Pluteusstadien umgekehrt proportional der Zellenzahl ist. Ich habe dies hier noch einmal betont, um zu zeigen, daß in der zweiten Gruppe der untersuchten Stadien sich keine absolute Zunahme des Gesamtvolumens des Echinidenkeims, der in der Kälte aufgezogen ist, nachweisen läßt. Ob die Zunahme gleichwohl vorhanden, kann nur eine volumetrische Messungsmethode lehren.

Fassen wir die gewonnenen Resultate zusammen, so kann mit Vorsicht folgendes behauptet werden: Mit Ausnahme der ersten Teilschritte verschieben sich die Volumina der einzelnen Zellen so, daß die Wärmezellen in allen Stadien fast $^1/_2$ mal kleiner sind als die Zellen der Zimmerkultur. Die Volumina der Wärmezellen verhalten sich also annähernd im Durchschnitt zu denen der Zimmerkultur wie 1 (W) : 1,4 (Z) bei den von mir untersuchten Zellen in den späteren Stadien. Die Zellgrößen der Wärmekulturen verhalten sich zu denen der Kältekultur wie 1 (W) : 2,8 (K) bei den von mir untersuchten Zellen vom Blastulastadium an, wenn man den Durchschnittswert der für die einzelnen Stadien gültigen Werte nimmt. Ein für alle Stadien einheitliches Maaß für die Beziehungen zwischen der Größe der Wärme- und Kältezellen ist also nicht vorhanden. Sicher tragen die nicht zu vermeidenden Meßfehler, die Ungenauigkeit in der Bestimmung der Zellformen und die Verschiedenheit der Formen der zu bestimmenden Zellen dazu bei, daß keine allgemein gültige Verhältniszahl gefunden ist.

Was lehrt nun die Feststellung, daß ganz allgemein gesprochen die Kältelarven größere Zellen haben als die Wärmelarven? Läßt sich diese an der Metazoenzelle gefundene Tatsache mit Befunden vergleichen, die bei Protozoen gewonnen sind? Ein fundamentaler Unterschied scheint bei den mir bekannten ähnlichen Fällen vorhanden zu sein. So gibt Hertwig (1903) an, daß in der Kälte aufgezogene Infusorien *Paramaecien*, *Dilepten* eine Größenzunahme im Vergleich zu Tieren, die in Zimmertemperatur gezüchtet waren, zeigen. Die Untersuchung stammt von Wierbiczky, sie ist von Popoff (1908) nachgeprüft und erweitert worden. Hier wirken also auch Temperaturänderungen zellverändernd. Aber da in der Kältekultur das Infusor sich weniger oft teilte als in der Zimmerkultur, so ist die Volumenvergrößerung wohl auf Kosten einer längeren Nahrungsaufnahme zu setzen. In dem Seeigelei findet bekanntlich während der Furchung keine Aufnahme von fester Nahrung statt, nur eine Stoffumsetzung. Daß diese Stoffumsetzung die gleiche Beschleunigung bei erhöhter Temperatur er-

leidet wie chemische Reaktionen, ist nach PETER (1906) nicht mehr zweifelhaft. Hierdurch ist aber nur der schnellere Teilungsrythmus der Wärmetiere erklärt, der eine größere Zellzahl, aber kleinere Zellgröße bedingt. Die konstatierte absolute Zunahme der Zellgröße der Kältetiere, wenn die von mir gegebenen Zahlen als Näherungswerte aufzufassen sind, welche sich in der ersten Gruppe der untersuchten Stadien zeigte, ist nicht erklärt. Es bleibt nur die Annahme möglich, daß bei der energischen Stoffumsetzung der Furchung eine Wasseraufnahme oder Wasserbildung stattfindet. Diese problematischen Erscheinungen, die bei der langsamen Entwicklung der Kältetiere länger wirken könnten, auf gleiche Stufe mit einer länger dauernden Nahrungsaufnahme des Infusors in dem erwähnten Beispiel zu setzen, ist nicht angängig.

Nur ein Beispiel, das lehrt, daß Größenänderungen der Zelle möglich sind während des Furchungsprozesses, habe ich in der Literatur gefunden. Ich nehme hier sämtliche Versuche aus, die nicht an Ganzeiern gemacht sind. MORGAN gibt an (1904), daß aus Zwergeiern gezogene Larven von *Rana* fast um die Hälfte kleinere Zellen hätten als aus normal großen Eiern entstandene. Die Zellzahl sei dieselbe wie bei der Normalentwicklung. Ich habe diese Fälle, die gegen das Gesetz der fixen Zellgröße (DRIESCH) sprechen, angeführt, um zu zeigen, daß verschiedene Abänderungen vom normalen Entwicklungsverlauf gleiche Erscheinungen zeitigen. Die Zellgröße ist variabel bei Temperaturänderung bei solchen Objekten, die während des Versuchs Nahrung aufnahmen (*Paramaecien*, *Dilepten*). Weiter zeigt das Gesetz von der fixen Zellgröße der Furchungszellen Ausnahmen bei solchen Objekten, bei denen während des Versuchs keine Nahrungsaufnahme, nur eine Stoffumsetzung stattfindet (Seeigelei nach MARCUS, Froschei nach MORGAN).

Ein verbindendes Band, das diese Fälle unter einem gemeinsamen Gesichtspunkte zu betrachten gestattete, läßt sich vorläufig nicht finden. Doch geht aus ihnen hervor, daß — wie schon MARCUS angedeutet — zwei fest miteinander verknüpfte, experimentell gefundene Gesetze, das von der fixen Zellgröße und das von MORGAN aufgestellte von der minimalen Größe der Furchungszellen nicht allgemein gültig sind. Sie können nicht als Grund der Beendigung morphogener Prozesse angesehen werden.

Es würde aus dem Rahmen dieses streng beschreibenden Teils meiner Arbeit fallen, wenn hier darauf eingegangen würde. Nur gefundenes Tatsachenmaterial möchte ich gegen die Behauptung, daß

die fixe Zellgröße für die Beendigung morphogener Prozesse verantwortlich gemacht werden kann, bringen.

Mit 759 μ^3 Zellvolumen erfolgt in der Zimmerkultur ungefähr die Mesenchymbildung, mit 1300 μ^3 in der Kältekultur. Die Zellzahl betrug auf diesem Stadium nach meinen Zählungen für die Normalkultur ungefähr 245 Zellen. Berechne ich nun die Zellzahlen nach den von MARCUS gefundenen Verhältniszahlen, so hat die Kältekultur ungefähr 170 Zellen, die Wärmekultur 420.

Die Chromatinmasse des Keims auf dem I. Blastulastadium beträgt also

Kältekultur:	170	Zellen	mit je	36 Chromos.	(halbes Chromos.-volumen)	1,795 μ^3
Zimmer » :	245	»	» »	36	» »	1,203 μ^3
Wärme » :	420	»	» »	36	» »	0,62 μ^3

Nach der Multiplikation der Zellzahl mit dem halben Chromosomenvolumen ergibt sich

Kältekultur:	Gesamtchromatinmenge	304,8 · 36 μ^3
Zimmer » :	» » »	295,23 · 36 »
Wärme » :	» » »	260,6 · 36 »

Es scheint beinahe, als ob gleich viel Chromatin in dem Gesamtkeim enthalten ist, wenn man bedenkt, daß die Zählungen in der Wärme wegen der Kleinheit des Zellmaterials am ungenauesten ausgefallen sind. Noch auffallender wird die Gleichheit in der Masse des vorhandenen Chromatins in allen drei Kulturen, wenn wir die Zellenzahlen des II. Blastulastadiums, für das die von MARCUS aufgestellten Zahlen brauchbar sind, unseren Betrachtungen zu Grunde legen

Kältekultur:	680	Zellen	mit je	36 Chromos.	(halbes Chromos.-volumen)	1,382 μ^3
Normal » :	1045	»	» »	36	» » »	1,041 μ^3
Wärme » :	1650	»	» »	36	» » »	0,53 μ^3.

Nach der Multiplikation ergibt sich an Gesamtchromatinvolumen des Keims

Kältekultur:	1087,8 · 36
Normal » :	939,7 · 36
Wärme » :	874,5 · 36.

Die Ungenauigkeit der Messungen und Zählungen mag die Unterschiede in beiden Fällen erklären. Es ist aber gezeigt, daß bei ungleicher Zellzahl und ungleicher Zellgröße eine annähernde Gleichheit der Chromatinmengen des Gesamtkeimes auf dem I. und II. Blastulastadium sich zeigt. Ich konnte natürlich nur das Chromatinvolum der berechneten Zellart meiner Aufstellung zu Grunde legen, aber die Zellen z. B. der sog. Entodermplatte werden sich auch in ihrem Chromatingehalt in den einzelnen Kulturen proportionell gleich verhalten und so gleiche Fehler überall bewirken.

Leider ist es mir nicht möglich gewesen, die Zellzahlen für die Gastrula oder den Pluteus auf irgend eine Methode zu bestimmen, das Objekt läßt es nicht zu. Aber die Gleichheit der Chromatinmengen gibt zu denken, zumal zu dem Aufbau dieser Chromatinmengen in jeder Kultur verschieden lange Zeit gebraucht ist. Kann ein morphogener Prozeß, wie hier der Anfang der Mesenchymbildung oder die Bildung der sogenannten Entodermplatte nur stattfinden, wenn eine bestimmte Menge Chromatin und damit also eine bestimmte chemische Zusammensetzung des Plasmas im Organismus vorhanden ist?

2. Beziehungen der Kernvolumina der einzelnen Kulturen zueinander.

Von vornherein hätte sich erwarten lassen, daß sich gleiche Verhältnisse in den Schwankungen, welche sich bei dem Vergleich der Kernvolumina der einzelnen Kulturen für alle untersuchten Stadien ergeben, zeigen würden. Auf dem 64 Zellenstadium verhalten sich die Kernvolumina der Wärme-, Zimmer- und Kältekultur wie 1 : 2,8 : 6,1, auf dem II. Blastulastadium wie 1 : 3 : 24, auf dem Gastrulastadium wie 1 : 1,5 : 4 und auf dem Pluteusstadium wie 1 : 1,8 : 2,9. Die Tabellenzahlen sind hier der leichteren Übersicht wegen abgerundet (S. 92. Spalte 2). Eine Übereinstimmung in einer der beiden Gruppen von untersuchten Stadien, wie wir es in den Verschiebungen der Protoplasmavolumina für die zweite Gruppe, die die Stadien von Blastula I bis Pluteus umfaßt, gefunden hatten, existiert nicht. Sehen wir vorläufig von den Schwankungen in den Verhältnissen der Kernvolumina der untersuchten Stadien selbst ab und vergleichen wir sie mit denen des Protoplasmas, so zeigt sich in allen untersuchten Stadien, daß in der Kälte eine Verschiebung der Kernplasmarelation

stattgefunden hat und zwar zu ungunsten des Plasmas. Diese Veränderung der Kernplasmarelation zu ungunsten des Plasmas ist keine befremdende Tatsache, da durch sie nach R. HERTWIG der Teilungsrythmus verlangsamt wird, wie es ja auch die Tabelle Seite 90 zeigt. MARCUS hat diese Veränderung der Kernplasmarelation schon für die Blastula mit beginnender Mesenchymbildung gezeigt und vermutet, daß diese Verschiebung der Kernplasmarelation auf allen Stadien sich gleichmäßig finden würde. Dies ist nach meinen Messungen nicht der Fall. MARCUS hatte für das von ihm untersuchte Stadium bei Wärme-, Zimmer- und Kältekulturen die Zahlen $1 : 2^1/_4 : 3^1/_3$ gegeben. Der Autor gibt auf Seite 462 Zahlen der Zelldurchmesser von je zwei Gastrulastadien und Pluteusstadien. Berechne ich die Verhältnisse der Kernvolumina nach dieser Tabelle, so müssen sich hiernach die für die Blastula angegebenen Volumdifferenzen verschoben haben. In den verschiedenen untersuchten Entwicklungsstadien ist also die Verschiebung der Kerngröße in den einzelnen Kulturen verschieden.

Welche Ursachen kann diese Erscheinung haben? MARCUS weist selbst auf einen Faktor hin (S. 458). »Bei verschiedenen Stadien des Furchungsprozesses dürfte schon der verschiedene Flüssigkeitsgehalt der Kerne den Rückschluß von Kerngröße auf die Chromosomen vereiteln.« Es existieren also nach ihm Stadien in der Entwicklung des Seeigeleis, in denen der Kern wasserarmer oder -reicher im Verhältnis zur Chromatinmenge ist. Meine Messungen haben diese Vermutung bestätigt. Die Tabelle S. 92 dritte Spalte, in der die Verhältnisse der Chromosomenvolumina der einzelnen Kulturen zueinander aufgestellt sind, zeigt folgendes. Vom Blastulastadium an finden sich bei allen untersuchten Stadien bei den drei Kulturen annähernd gleiche Verhältnisse, wenn die Menge des Chromatins in der einzelnen Zelle betrachtet wird. Ich habe dies meinen Besprechungen vorausgreifend, hier angeführt. Denn wenn die Verhältnisse der Chromosomenvolumina bei den drei verschiedenen Kulturen beinahe konstant in den erwähnten Stadien bleiben, die Verhältnisse der Kernvolumina aber Schwankungen zeigen, so kann ohne weiteres nicht von Kerngröße auf Chromosomengröße geschlossen werden.

Selbst wenn man gleiche Entwicklungsstadien untersucht, kann die Kernmessung allein nicht beweiskräftig für den Chromatingehalt der Zelle sein. Es liegen in der Literatur eine Reihe von Angaben vor, die es gestatten auf ein Teilungswachstum des Kerns vor jeder

neuen Teilung zu schließen. Zwar sind die Angaben nicht ohne weiteres für unseren Fall brauchbar, aber sie lassen doch die Annahme eines Teilungswachstums des Metazoenkerns rechtfertigen. Es ist ja durch POPOFF (1908) sichergestellt, daß der Kern bei Infusorien ein funktionelles und ein Teilungswachstum zeigt. Das funktionelle Wachstum der Kerne von Drüsenzellen ist nach den Angaben von R. HEIDENHAIN, LANGLEY, GARNIER, CARLIER, LAUNOY allgemein anerkannt. Bei solchen Zellen aber, deren assimilatorische Tätigkeit nicht stark erscheint, finden wir ein Wachstum vor der Zellteilung. Das Anwachsen des Kerns weist FLEMMING (1882) für sich teilende Bindegewebszellen nach. Eine beinahe typische Schilderung gibt REINKE (1899). In den »Endothelzellen wachsender Blutkapillaren der Salamanderlarve wächst bei Eintritt der Mitose der Kern zunächst an, dann erfolgt eine mächtige Aufquellung des Zelleibs, der mit der Prophase anhebt. Das Maximum der Anschwellung des Zelleibs ist mit dem Stadium des Muttersterns erreicht und nimmt in den Anaphasen schnell ab[1].« Diese Beispiele aber erwähnen nur das Teilungswachstum des Kerns in Geweben. Mir muß es auf das Teilungswachstum des Kerns in Furchungszellen ankommen.

Hier ist ein Teilungswachstum von ERLANGER (1896) am lebenden Echinidenei bemerkt worden. In seinen Zeichnungen, die das Seeigelei auf verschiedenen Stufen von der Befruchtung bis zur Zweiteilung zeigen, gibt ERLANGER den Kern kurz vor der Spindelbildung noch einmal so groß an als nach der fertigen Verschmelzung von Ei- und Spermakern. Dieselbe Erscheinung findet sich bei GODLEWSKI (1906) verzeichnet. Auch das parthenogenetische Ei zeigt vor der ersten Teilung Kernvergrößerung, die HERBST (1907, S. 193) als den ersten Ansatz zur Kernteilung betrachtet. Auch diese Beispiele sind nicht einwandsfrei, da sie nur für die erste Teilung den Beweis erbringen. Es könnte gerade die erste Teilung, bei der ja der Anfang der Auslösung der Kernplasmaspannung gemacht, eine Art Sonderstellung einnehmen, was aber nach den an Gewebszellen beobachteten Vorgängen nicht zu glauben ist. Ein zwingender Beweis kann nur durch die Beobachtung am lebenden Objekt erbracht werden, den ich wegen Materialmangels augenblicklich nicht nachliefern kann. Doch stützt mich außer meinen Messungen an konserviertem Material noch die Angabe TEICHMANNS (1906, S. 306, 316), der ganz allgemein

---

[1] Zitiert nach GURWITSCH (1904) Morphologie und Biologie der Zelle (S. 192).

für das Seeigelei annimmt, daß vor jeder Teilung der Kern erst seine Maximalgröße erreichen muß.

Marcus wie mir ist es aufgefallen, daß häufig ellipsoide Kerne sich in den Furchungszellen befanden, er hat nur die runden, also wahrscheinlich die kleineren seinen Messungen zugrunde gelegt. (S. 452.) Ich aber habe sowohl kugelige wie ellipsoide Kerne gemessen, — von letzteren 2 Durchmesser, um den Mittelwert bestimmen zu können —, daher sich auch die Unterschiede unserer Messungen erklären lassen.

Es ist klar, daß, wenn ein Teilungswachstum des Metazoenkernes existiert, dieses mit dem Stadium des »ovalen Kerns« zusammenfällt. Ob dieses Stadium das Ende oder den Anfang dieser Periode darstellt, müssen erst Messungen entscheiden.

Aus den vorangehenden Betrachtungen geht aber zur genüge hervor, daß zwei Momente bei Größenmessungen des Kerns beachtet werden müssen. Zuerst dürfen nicht die Kerngrößen verschiedener Entwicklungsstufen des Seeigeleis als Ausgang für eine Beurteilung der Chromosomengröße angesehen werden; denn der Blastulakern ist wasserreicher als der Gastrulakern. Weiter muß festgestellt werden, ob der Furchungskern kurz vor einer Teilung sich befindet oder ob er sich neu aus den Tochterplatten gebildet hat. Mögen auch bei der Gastrula und dem Pluteus sich nur geringfügige Differenzen ergeben, so zeigt die Blastula in ihren Zellgrößen bei den verschiedenen Kulturen Unterschiede, die bei Rückschlüssen von Kerngröße auf Chromosomenzahl nicht vernachlässigt werden dürfen. So kann der S. 41. von Boveri (1905) aufgestellte Satz nicht in dieser Form aufrecht erhalten werden. »Nachdem allgemein festgestellt ist, daß ein Kern um so größer, je mehr Chromosomen er enthält, erhebt sich die Frage in welchem Maße die Kerngröße mit der Chromosomenzahl zunimmt.« Denn bei meinen Versuchen war stets nur die Normalzahl der Chromosomen (32—36) vorhanden und doch schwankte die Kerngröße innerhalb der gleichen Stadien der Wärme-, Zimmer- und Kältekultur. Weiterhin ist es wahrscheinlich, daß die Kerngröße von einer Teilung zur andern, sich ändert, also ein Teilungswachstum des Kerns anzunehmen ist. Auch die Chromosomen wachsen zwischen zwei aufeinander folgenden Teilungen, daher muß der Kern energischen Anteil an den Stoffwechselvorgängen der Zelle nehmen, die sich in seiner Größenzunahme zeigen. Weiter geht aus den veränderlichen Verhältnissen der Kerngrößen gleicher Stadien in der Wärme-, Zimmer- und Kältekultur hervor, daß nur mit Vorsicht

von der Kerngröße auf die Zellgröße geschlossen werden darf. Boveri schließt in seiner Arbeit stets von Kerngröße auf Zellgröße; er schreibt zwar Chromatingehalt (S. 68) z. B. »Sie, die Zellgröße, ergibt sich als eine Folge des Chromatingehaltes der Zelle.« Da aber keine Chromosomengröße gemessen, sondern das Chromosomenvolumen aus der Kerngröße bestimmt wurde, sind seine Schlüsse eigentlich solche von der Kerngröße auf die Zellgröße.

Inwiefern diese Schlüsse mit den meinigen übereinstimmen, möchte ich später erörtern. Jetzt bespreche ich einen von mir angestellten Versuch, der die Beziehungen von Kern- zu Zellgröße unter verschiedenen Bedingungen zeigt. Meine Messungen hatten in mir die Annahme erweckt, daß der Kern vermöge seiner führenden Rolle leichter durch Veränderungen irgend welcher Art in seiner Größe zu beeinflussen sei als das Protoplasma. Eine Kultur von *Strongylocentrotus lividus*, die sich in Zimmertemperatur entwickelt hatte, teilte ich in vier Portionen, als sie sich auf dem Blastulastadium befand. Eine dieser Portionen wurde als Controllkultur unter gewöhnlichen Bedingungen fortgeführt. Die drei anderen Portionen wurden 7 Stunden in Lösungen von verschiedener Konzentration weiter aufgezogen,

I.	Teil in	90	Teile Seewasser,	10	Teile	12% Mg Cl	Lösung.
II.	»	90	»	10	»	5% Ka Cl	»
III.	»	50	»	50	»	2% Na Cl	»

Die zweite Kultur starb ab, die erste und die dritte Kultur lieferten lebhaft schwimmende Gastrulae, die in Pikrinessigsäure konserviert und mit Boraxkarmin gefärbt wurden. Es ergaben sich im Mittel für die Na Cl Kultur 1,7 μ Kernradius, für die Mg Cl 3,1 μ Kernradius. Für die Kontrollkultur betrug dieser 2,4 μ die Radien der Gastrula waren lang 30, 33, 35 mm.

In den 7 Stunden waren die Veränderungen des Kerns größer als die des Protoplasmas. Sie verhielten sich ungefähr wie

	Na Cl		Kontrollkultur		Mg Cl
Kerngröße	6	:	8	:	10
Gastrularadius	6	:	$6^1/_2$	:	7

Der Kern hatte sich in der Na Cl Lösung um viermal mehr verkleinert als das Protoplasma, in der Mg Cl Lösung viermal mehr vergrößert als letzteres. Daß Plasma und Kernmasse verschiedene osmotische Durchlässigkeitsquotienten haben, ist durch Hamburger

(1904, S. 339, 414. Bd. III) für Spermatozoen, Lymphdrüsenzellen, Leber-, Milz- und Nierenzellen gezeigt. Die von mir gefundene Tatsache läßt sich mit Hilfe der dort entwickelten Schlüsse verstehen.

Hier kommt es nur darauf an zu zeigen, daß das Kerngerüst andere osmotische Eigenschaften hat, wie das Zellgerüst. Diese Verschiedenheit läßt das Entstehen einer Verschiebung in der Kernplasmarelation zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen verstehen. Es muß kurz vor der Teilung eine Spannung entstanden sein, die durch das Anwachsen des Kerns auf Kosten des Protoplasmas bedingt ist und die nicht auf osmotischem Wege ausgelöst werden kann. Diese Spannung wird nun nicht im Furchungsprozeß schon bei der ersten Teilung ausgeglichen, weil das Plasmavolumen im Vergleich zur Chromatinmenge auch nach der ersten Teilung des Eis immer noch zu groß ist. Die Plasmanorm, d. h. das im fertigen Organismus bestehende Verhältnis zwischen Chromatin- und Plasmamasse, kann erst durch eine Reihe von Teilungen hergestellt werden.

Die Zellteilungen vermehren auch die Chromatinmenge des Gesamtkeims. Die geringe Zahl der Teilungen in der Kältekultur geht parallel mit dem ungeheuren Anwachsen des Kerns. Das Mißverhältnis zwischen Plasma und Kernvolumen ist, wie schon erwähnt, größer als das in der Normalkultur. Warum teilt sich nun aber die Kältezelle nicht früher?

Der russische Botaniker Gerassimoff (1904. S. 77) sagt: »Bei einem Überfluß an Kernmasse findet eine Verspätung der Teilung, folglich eine Verzögerung der Vermehrung der Kerne und eine relative Abnahme der Quantität der Kernsubstanz in den Nachkommenzellen statt. Bei Mangel an Kernmasse umgekehrt findet eine verstärkte Häufigkeit der Teilungen, folglich eine Steigerung in der Vermehrung der Kerne und eine Vergrößerung der allgemeinen Menge der Kernsubstanz in den Nachkommenzellen statt.« Diese Regel war an Versuchen mit *Spirogyren* gewonnen. Zellen mit verdoppelter Kernmasse teilten sich erst, wenn das Protoplasma auf das Doppelte seines früheren Volumens angewachsen war.

Bei diesem Versuch konnte das Mißverhältnis in der Kernplasmarelation durch die Ernährung der Pflanzenzelle selbst geändert werden. Das Protoplasma wuchs, und so entstand die zur Teilung notwendige Spannung. Die Langsamkeit der Teilungen wurde durch die mehr oder minder schnelle Assimilation der Zelle erklärt. Für die in der Kälte sich entwickelnden Seeigeleier gilt diese Erklärung nicht. Nur

der in der Kälte langsamer vor sich gehende Stoffumsatz, der mit einem absolut stärkeren Anwachsen der Chromosomen und einer größeren Imbibitionsfähigkeit der Kerne verbunden ist, ist hier für das ungeheure Mißverhältnis zwischen Kern- und Protoplasmagröße verantwortlich zu machen. Dieses Mißverhältnis bedingt die Langsamkeit der Teilungen. Nach Peter (1906) stimmte die Verlangsamung der Teilungen im Seeigelei mit der Verlangsamung von chemischen Prozessen bei gleichen herabgesetzten Temperaturen überein. Wahrscheinlich haben sich die Zellen der Kältetiere vom Blastulastadium an bis zur Gastrulation nur auffallend wenig geteilt. Ich bestimmte das erste Blastulastadium mit annähernd 170 Zellen, das zweite mit 680. Die Kernradien hatten in diesen beiden Stadien die Beträge von 4,79 μ und 4,29 μ. Berechnete ich die Zellradien nach den durch Messungen gefundenen Volumina unter der Annahme, daß die Zellen Kugeln seien, so ergaben sich die Werte für die Zellradien für I. Blastula 6,842 μ, bei der II. Blastula nur 5,002 μ. Da wird es begreiflich, daß so ungeheure Differenzen in den Kernvolumina in den Kältekulturen gerade auf den Blastulastadien entstehen können. Die Kernplasmarelation hat sich eben in diesen Stadien ganz bedeutend zu ungunsten des Plasmas verschoben.

Das Gastrulastadium zeigt eine langsame Abnahme des Mißverhältnisses zwischen Kern und Plasma in der Kältekultur. Das Pluteusstadium in allen drei Kulturen ist interessant, weil sich hier im Vergleich zum Gastrulastadium neue Verschiebungen in der Kernplasmarelation finden.

Wenn wir die Größe des Kerns, respektive des Zellkörpers in der Wärmekultur gleich 1 setzen, so erhalten wir folgende Proportionen:

	K		Z		W
Kern	2,9	:	1,8	:	1
Protoplasma	2,9	:	1,2	:	1

Es ist hier wie da eine relative Vergrößerung des Plasmas bemerkbar.

Sicher werden sich in den Entwicklungsstadien, in denen neue Zellteilungen vorkommen, die Verhältnisse zwischen Kern und Protoplasma verschieben. Doch das Pluteusstadium hat nur wenige Zellteilungen. Es ist ja ein Stadium passiven Wachstums trotz der wenigen von Schmidt (1904) und mir beobachteten Zellteilungen.

In jeder Embryonalentwicklung, bei der es Stadien passiven Wachstums gibt, müssen sich Verschiebungen der Verhältnisse zwischen

Kern und Zellgröße finden. Hier ist, ich betone es, von dem Gesamtvolumen des Kerns, also von der Flüssigkeitsmenge und ihrem Chromatininhalt die Rede. Die Größenzunnahme des Kerns ist bei passivem Wachstum durch Flüssigkeitsaufnahme bedingt. Bei den abweichenden osmotischen Eigenschaften von Plasma und Kern ergibt sich eine Umstimmung des Verhältnisses der Kerngröße zur Zellgröße.

Diese Umstimmung scheint sich im Pluteusstadium so zu vollziehen, daß das im Gastrulastadium bestehende Verhältnis zwischen Kern und Protoplasma zu ungunsten des Plasmas verschoben wird.

3. Vergleich der Chromosomengrößen auf verschiedenen Stadien der Entwicklung.

Meine Untersuchungen hatten sich besonders auf die Größe der Chromosomen bezogen. Ich hatte gesehen, daß die bei einer Teilung entstandenen Tochterchromosomen nicht bis zur vollen Größe der Mutterchromosomen herangewachsen sind, wenn sie bei der folgenden Teilung sich in die Äquatorialplatte einstellen und nunmehr von neuem sich teilen. So entstand die Frage, ob diese in allen Kulturen beobachtete Abnahme der Chromosomengröße irgend eine Regelmäßigkeit zeigte.

Die dritte Spalte der Tabelle S. 92 gibt die Verhältnisse der Chromatinvolumina der einzelnen Kulturen an. Sie zeigt vom 16. Zellenstadium an ein ziemlich regelmäßiges Bild. Die Volumenschwankungen der Chromosomengrößen bewegen sich in engeren Grenzen als die der Kerngrößen.

So verhielten sich die Chromosomenvolumina in den drei Kulturen im I. Blastulastadium zueinander, wie folgt:

(K) 2,9 : (Z) 1,9 : (W) 1 für das I. Gastrulastadium
» 2,2 : » 1,6 : » 1 » » II. »
» 2,9 : » 1,4 : » 1 Pluteusstadium, wenn man das Volumen der Wärmekultur stets als Einheit setzt.

Es ist vielleicht möglich mit besseren Methoden später eine genauere Berechnung des Chromosomenvolumens auszuführen. Jedenfalls hat der Schluß von der Größe des Chromosomenvolumens auf die des Zellvolumens mehr Berechtigung als der von Kernvolumen auf Zellvolumen, weil bei ersteren den Schwankungen der Chromosomenvolumina engere Grenzen gezogen sind.

Die von Boveri auf experimentellem Wege an Seeigellarven gewonnene Folgerung: »die Größe der Larvenzellen ist eine Funktion der in ihnen enthaltenen Chromatinmenge« (S. 74 Zusf. 3, 1905) hat sich durch direkte Messungen annähernd bestätigt. Dieser Boverische Schluß indirekt aus den bekannten Befunden an hemi-diplothelykaryotischen Larven gezogen, hat die Erweiterung erfahren, daß er auch für solche Seeigellarven gilt, die während ihrer Entwicklung verschiedenen Temperaturen ausgesetzt waren.

d. Verhältnisse der Volumina der Zell-, Kern- und Chromatinmengen unter sich in den drei Kulturen.

Es erscheint mir von untergeordneter Bedeutung für die allgemeine Erkenntnis, wie groß die absoluten Volumina von Plasma, Kern oder Chromatin in einer Zelle sind. Wir können uns aus dem Bekanntsein dieser absoluten Maße keine Vorstellung von der Art ihrer Beziehungen zueinander machen, da wir bei der mangelnden Kenntnis der physikalischen und chemischen Eigenschaften des Plasmas nicht ihren Wert für die Lebenserscheinungen der Zelle erkennen können. Nur die Frage nach der Veränderung in diesen Maßen kann vielleicht einen positiven Wert haben.

Finden sich Ähnlichkeiten oder Verschiedenheiten in den Beziehungen zwischen Zellvolumen und Kernvolumen oder Chromosomenvolumen einerseits oder andrerseits in denen von Kernvolumen und Chromosomenvolumen bei gleichen Stadien in den verschiedenen Kulturen? Ich gebe hier eine Tabelle, die nur diese Frage entscheiden soll.

Die Aufstellung ist auf folgende Weise gewonnen. (S. Tabelle S. 107.)

Für jede Kultur ist eine getrennte Aufstellung der Verhältniszahlen von Zellvolumen zu Chromosomenvolumen, von Zellvolumen zu Kernvolumen und Kernvolumen zu Chromosomenvolumen gemacht. Die kleinere der Größen ist stets als Vergleichseinheit genommen. Ich suchte nun hauptsächlich nach Ähnlichkeiten in den aufgestellten Werten zwischen der Normalkultur und den Kälte- oder Wärmekulturen. Gleichartige Züge, die in allen drei Kulturen wiederkehren, würden die Überzeugung in mir bestärken, daß die Werte in den aufgestellten Tabellen der Wahrheit nahekommen.

In allen drei Kulturen ist das Verhältnis zwischen Zellvolumen und Chromosomenvolumen am Schluß der von mir beobachteten Ent-

Verhältnisse der Volumina der Zellgröße, Kerngröße und Chromosomengrößen der drei Kulturen unter sich.

Entwicklungs-stadien	Kälte			Normal			Wärme		
	Zellv. : Chrv.	Zellv. : Kernv.	Kernv. : Chrv.	Zellv. : Chrv.	Zellv. : Kernv.	Kernv. : Chrv.	Zellv. : Chrv.	Zellv. : Kernv.	Kernv. : Chrv.
2 Zellenst.	348 : 1	10,5 : 1	32,8 : 1	326 : 1	12 : 1	27.2 : 1	336 : 1	13,8 : 1	24,3 : 1
4 »	294 : 1	31,8 : 1	9,26 : 1	269 : 1	26,9 : 1	10,1 : 1	281 : 1	27,1 : 1	10,8 : 1
8 »	187 : 1	24,3 : 1	8,1 : 1	176 : 1	23,4 : 1	7,4 : 1	158 : 1	19,5 : 1	8,1 : 1
16 »	86 : 1	11,9 : 1	7,2 : 1	113 : 1	16,8 : 1	7,1 : 1	87 : 1	14,2 : 1	6,1 : 1
32 »	68 : 1	7,4 : 1	9,2 : 1	69 : 1	9,6 : 1	7,2 : 1	86 : 1	10,4 : 1	8,3 : 1
64—132 »	37 : 1	5,0 : 1	7,3 : 1	29 : 1	6,7 : 1	4,4 : 1	38 : 1	13,59 : 1	2,9 : 1
Blastula I	23 : 1	2,9 : 1	8,0 : 1	19 : 1	7,4 : 1	2,6 : 1	23 : 1	18,61 : 1	1,3 : 1
» II	12 : 1	1,6 : 1	7,5 : 1	5,6 : 1	4,1 : 1	1,3 : 1	9 : 1	9,1 : 1	1,0 : 1
Gastrula I	9,4 : 1	2,5 : 1	3,9 : 1	6,7 : 1	4,2 : 1	1,5 : 1	7,3 : 1	6,41 : 1	1,1 : 1
» II	11,2 : 1	2,89 : 1	3,9 : 1	15,2 : 1	4,9 : 1	3,1 : 1	14,7 : 1	5,07 : 1	2,9 : 1
Pluteus	19 : 1	4,2 : 1	4,3 : 1	19,2 : 1	3,7 : 1	5,4 : 1	19 : 1	4.3 : 1	4,4 : 1

wicklung das Gleiche. In den berechneten Zellenarten findet sich das Chromatin im Pluteusstadium in einer siebzehnmal größeren Masse im Vergleich zu der zu ihm gehörigen Protoplasmamenge. Eine so übereinstimmende Vermehrung des Chromatins im Vergleich zum Protoplasma, die bei den geschilderten Versuchen trotz der verschieden langen Entwicklungszeit, trotz der verschieden häufigen Zellteilung, trotz der absolut ungleichen Zell- und Chromatinmenge festzustellen ist, gestattet diesen Schluß: Es bestehen Wechselbeziehungen zwischen Chromosomenmasse und Plasmamasse. Das phosphorhaltige Protein (Kossel, 1891, S. 181), das sich im Protoplasma befindet, ist in seiner Masse vor Anfang der Entwicklung durch die Eigröße bestimmt. Es wird sich nun in jedem Organismus in eine festbleibende Menge Nuclein umwandeln können, die in einem Organismus, der keine Nahrung aufnimmt, einmal aufgebraucht sein muß. Deshalb ist auch die von mir festgestellte Größenabnahme der einzelnen Chromosomen im Verlauf der Entwicklung logisch erklärt. Die Herbeischaffung des neugebildeten Chromatins ebensowohl als die Umbildung, muß, je weiter die Eidifferenzierung fortschreitet, schwieriger werden. Es wäre sehr interessant zu beobachten, ob mit beginnender Nahrungsaufnahme das Verhältnis zwischen Plasma und Chromatin ein konstantes bleibt, was ja wahrscheinlich ist.

Doch zurück zu der aufgestellten Tabelle. Es hat bei allen drei Kulturen, wie gesagt, bis zum II. Blastulastadium eine Chromatinvermehrung in der einzelnen Zelle im Vergleich zum Protoplasma stattgefunden. Von hier ab findet sich eine kleine Verschiebung zu ungunsten des Chromatins. Entweder muß hier eine Wasseraufnahme wieder zellvergrößernd wirken oder es müssen ganz neue Bedingungen eingetreten sein. Sollte schon Nahrung aufgenommen werden? Der Munddurchbruch erfolgt schon zur Zeit der prismatischen Gastrula (Schmidt, 1904, S. 326), genau also auf der von mir als II. Gastrulationsstadium bezeichneten Entwicklungsstufe. Ferner findet zu dieser Zeit eine bedeutende Größenzunahme der Larve statt, wie Schmidt (S. 329) für *Echinus microtuberculatus* beweist, da auf diesem Stadium die allmähliche Umwandlung in den Pluteus beginnt, so kann diese Verschiebung zu ungunsten des Chromatins und die Wasseraufnahme bei passivem Wachstum wenigstens in einen zeitlichen Zusammenhang gebracht werden.

In sämtlichen Kulturen zeigt die Proportion Zellvolumen zu Kernvolumen eine Abnahme, die ja selbstverständlich ist, weil die Zellen

durch jeden Teilschritt verkleinert werden. Aber diese Abnahme ist keine gleichmäßige. Wir würden erwartet haben, daß nach der herrschenden Annahme die Zelle sich annähernd bei jedem Teilschritt halbiert, der Kern aber auf seine vor der Teilung erreichte Größe heranwächst. Demnach müßte sich eine Abnahme in dem Verhältnis Plasmavolumen zu Kernvolumen bei jedem Teilschritt wie von 2 auf 1 ergeben. Aber diese Abnahme findet nie in diesem Verhältnis statt, selbst nicht, wenn ich Stadien vergleiche, die mehr als einen Teilschritt auseinanderliegen. Die Kerne werden an sich immer kleiner absolut genommen und zwar je nach den verschiedenen Kulturen verschieden stark. Marcus hat schon darauf hingewiesen.

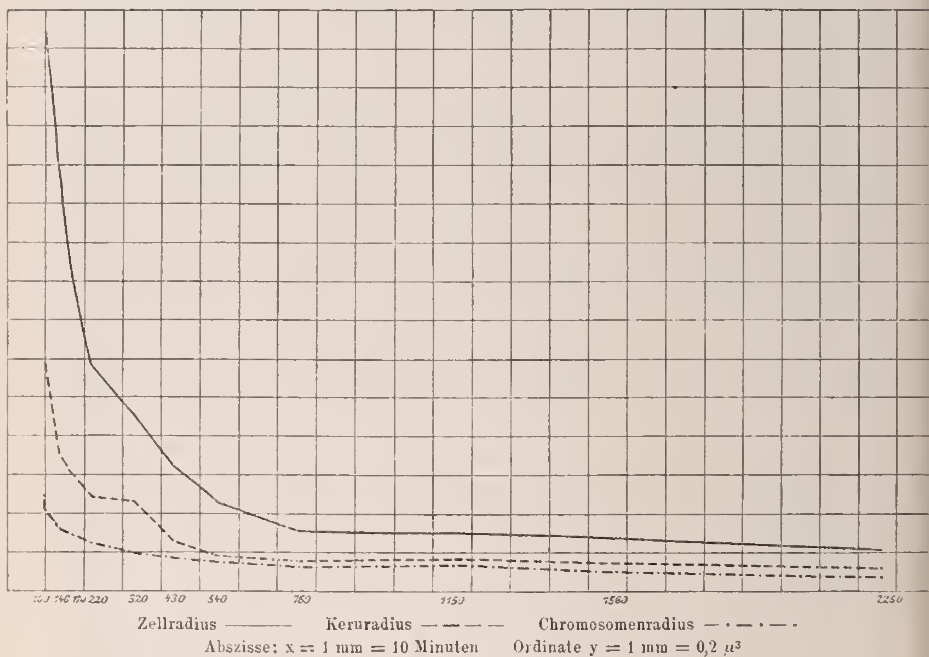
Die Kältekultur erreicht ihr Maximum an Kerngröße, ihr Minimum an Zellgröße im zweiten Blastulastadium, von dort verkleinert sich der Kern wieder. Dasselbe zeigt die Zimmerkultur, die aber nicht auf ein so großes Maximum an Kerngröße heraufgeht. Das stimmt natürlich mit der zitierten Anschauung von Marcus, der eine Verschiebung der Kernplasmarelation zu ungunsten des Plasmas in der Kälte nachgewiesen hatte. Auch im Verhältnis von Zellvolumen zu Kernvolumen hat gerade auf dem II. Blastulastadium die Kerngröße ihr Maximum erreicht, wenn wir die Normalkultur ansehen. Nur das Pluteusstadium zeigt noch kleinere Werte. Die Wärmekultur erreicht ihr Minimum an Zellgröße erst im Pluteusstadium, wenn wir Zellgröße mit Kerngröße vergleichen. Doch zeigt schon die Wärmekultur vom I. Blastulastadium an sehr kleine Kerne, die fast nur aus Chromatin zu bestehen scheinen. In der Wärme wird die Kernplasmarelation zu ungunsten des Kerns verschoben.

Es ist nicht leicht, durch Worte allein bei dem Vergleich so vieler Verhältniszahlen Ähnlichkeiten des Entwicklungsverlaufes zu zeigen, weil mehr als ein Vergleichsmoment beachtet werden muß. Drei Kurven, die für jede der drei Kulturen gezeichnet sind, orientieren schneller. Für jede Kultur ist gesondert die Kern-, Chromatin- und Plasmamasse als eine Variable angesehen, die durch die Entwicklungszeit bestimmt wird. Für die ausgezogene Kurve ist die Plasmamenge die Ordinate, die Entwicklungszeit die Abszisse, für die punktierte Kurve die Kernmasse und für die gestrichelte und punktierte die Chromatinmasse die Ordinate. Die Abszissen sind auch hier wieder die Entwicklungszeiten. So ist es möglich, durch einen Blick sich zu überzeugen, wie sich Plasma, Kern oder Chromatin zueinander in gleichen Zeiten in allen drei Kulturen verhalten.

Aus zeichnerischen Gründen mußten sämtliche Volumina auf Radien umgerechnet und als solche abgetragen werden. Eine direkte Abtragung der Volumina ist unmöglich wegen der Größe der Zellvolumina. Sämtliche Volumina sind als Kugeln gedacht. Benutzt wurden die Zahlen auf S. 88, 89.

Die drei Kurven laufen nicht parallel in allen drei Kulturen nebeneinander her. Die Plasmakurven fallen am schnellsten und steilsten ab. Im weiteren Verlauf der Entwicklung aber wird die Steilheit

Fig. 1.



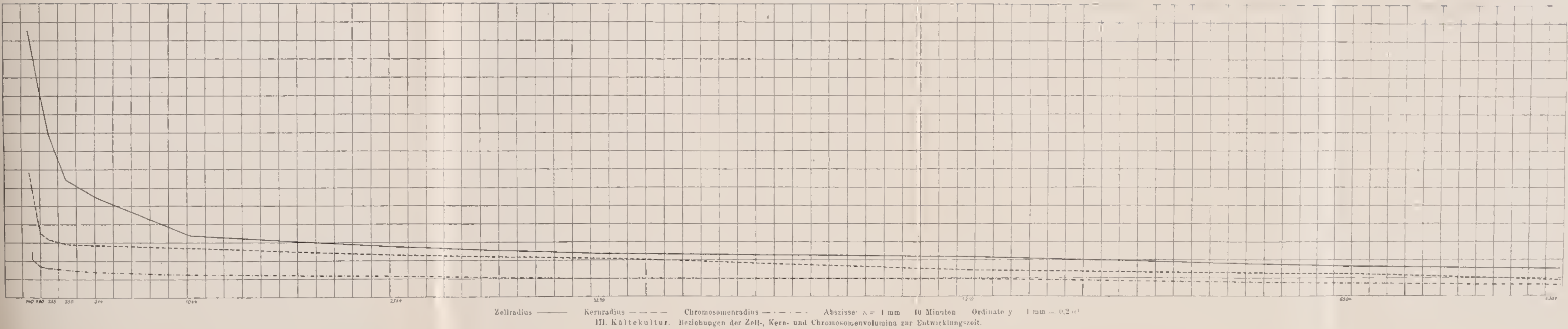
Zellradius ——— Kernradius — — — — Chromosomenradius — · — · — ·

Abszisse: x = 1 mm = 10 Minuten Ordinate y = 1 mm = 0,2 μ^3

1. Wärmekultur. Beziehungen der Zell-, Kern- und Chromosomenvolumina zur Entwicklungszeit.

gemildert, die Aufteilung des Eis in Zellen geschieht langsamer. Es zeigt sich, daß die Plasmakurven denselben regelmäßigen Abstieg in allen drei Kulturen haben wie die Kurven, die uns die Werte der Chromatinvolumina angeben. Auch hier ein steiler Abstieg am Anfang; darauf erfolgt eine gleichmäßigere Abnahme der Ordinatenwerte. Dagegen zeigt uns die Kurve, die uns die Volumina des Kerns zu verschiedenen Entwicklungszeiten angibt, die auffallendsten Schwankungen, die aber besonders in der Wärme- und Zimmerkultur hervortreten. Maxima oder Minima der Kernkurve zeigen an, daß, abgesehen von dem allmählichen Abnehmen der Kernplasmaspannung

Fig. 3.

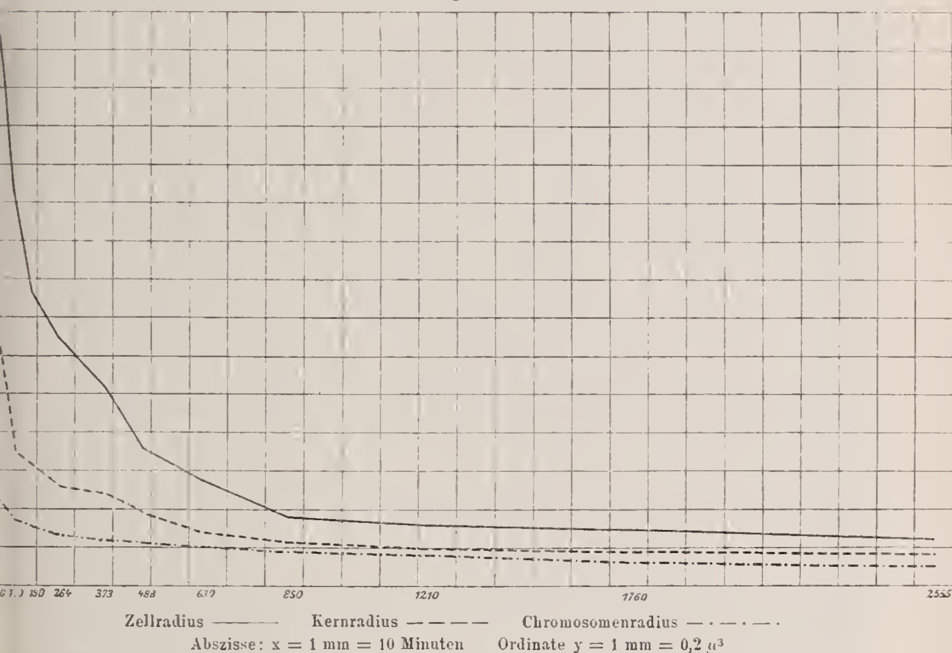


Zellradius ——— Kernradius — — — — Chromosomenradius — · — · — · Abszisse x = 1 mm 10 Minuten Ordinate y 1 mm — 0,2 μ

III. Kältekultur. Beziehungen der Zell-, Kern- und Chromosomenvolumina zur Entwicklungszeit.

noch eine zweite Veränderung in dem Kernplasmaverhältnis vor sich geht. Die erste Tatsache, daß die Kernplasmarelation im Laufe der Entwicklung geändert wird und zwar in der Kälte zu ungunsten des Plasmas, zeigen die Kurven dadurch an, daß gleiche Zwischenräume zwischen den Endpunkten der Ordinaten für Kern- und Plasmagröße in der Wärme- und Kältekultur liegen trotz der kleineren Endwerte der Wärmekurven. Die zweite von mir zuerst behauptete Tatsache, daß die Kernplasmarelation außer durch die Teilung des Eis durch

Fig. 2.



Zellradius ——— Kernradius — — — — Chromosomenradius — · — · — ·

Abszisse: $x = 1$ mm $= 10$ Minuten Ordinate $y = 1$ mm $= 0{,}2\ \mu^3$

II. Normalkultur. Beziehungen der Zell-, Kern- und Chromosomenvolumina zur Entwicklungszeit.

noch unbekannte Faktoren eine Schwankung zweiter Ordnung erleidet, zeigen die Kernkurven in ihren unregelmäßigen Verläufen. Sie nehmen Zickzackform an. Dies zeigt noch einmal klar, daß Vorsicht geboten ist, wenn man Schlüsse von Kern- auf Zellvolumen oder auf Chromosomenvolumen macht.

Doch der Ausgangspunkt meiner Betrachtungen, die zeigen sollten, daß sich gemeinsame Züge in den Volumenverhältnissen aller drei Kulturen finden, hat sich verwischt. Ich fasse als gemeinsame Züge in der Entwicklung der drei Kulturen auf, daß die Schwankungen zweiter Ordnung in der Kernplasmarelation, wie ich sie genannt

habe, an bestimmten, bei allen Kulturen gleichen Entwicklungsstadien erfolgen. Diese Stadien sind durch einen gemeinsamen Zug gekennzeichnet, dies dient nicht zu ihrer kausalen Erklärung, sondern gibt nur an, wann sie entstehen.

Jedesmal, wenn eine Volumänderung des Keims eintritt, sei sie positiv oder negativ, deutet eine Veränderung in der Kernplasmarelation, also die Schwankungen zweiter Ordnung, dies an. Die Veränderungen schlagen nach der einen oder anderen Seite aus. Nach SCHMIDT ist bei *Echinus microtuberculatus*, und ich kann dies für *Strongylocentrotus* nur bestätigen, vor der Bildung des primären Mesenchyms eine schwache Größenzunahme des Keims bemerkbar. Dagegen findet sich bei dem Gastrulationsstadium eine Abnahme von etwa ein Fünftel der vorigen Größe (S. 314). Also gerade dann, wenn Umordnungen in dem sich entwickelnden Organismus stattfinden, zeigt die Kernplasmarelation, abgesehen von den Teilungsschwankungen, Schwankungen zweiter Ordnung, es findet stets eine Verschiebung zu ungunsten des Kerns statt. Da nach SCHMIDT die Häufigkeit der Kernteilungen nicht mit der Organbildung im Zusammenhang steht, so wird Wasserauf- oder -abnahme, vielleicht auch Wasserentstehung oder Zersetzung mit der Organbildung verbunden sein.

Nachdem ich die Beziehungen der Zellgrößen zu einander in allen drei Kulturen verglichen und daran die Besprechung der Veränderungen in der Abhängigkeit von Zellgröße und Chromosomengröße geknüpft habe, bleibt mir noch übrig, die Verhältnisse zwischen Kerngrößen und Chromosomengrößen auf ihre Ähnlichkeit zu untersuchen. Ich kann mich kurz fassen.

Bis zum II. Gastrulationsstadium werden in allen Stadien die Kerne absolut genommen chromatinreicher. Dies findet sich bei allen drei Kulturen wieder, wenn man den Chromatinbestand des Kerns am Anfang der Entwicklung und im II. Gastrulastadium vergleicht, nur daß dieser Chromatinbestand, relativ genommen, geringer in den Kältekernen ist.

Vom II. Gastrulastadium an findet eine Verschiebung zu ungunsten des Chromatins statt, genau wie bei dem Zell- und Chromosomenvolumenverhältnis auf denselben Stadien. Auch hier mache ich wie dort das passive Wachstum dafür verantwortlich.

e. Verhältnisse der Volumina zur Entwicklungszeit.

Zum Schluß noch dieser letzte Vergleich. Wie wichtig die Zeitdauer des Entwicklungsablaufes ist, wie sehr sie stets als Anzeichen

der beschleunigten oder verlangsamten Reaktionsgeschwindigkeit des Chemismus der Zelle beachtet werden muß, z. B. für die Synthese des Chromatins aus gewissen Protoplasmateilen, zeigen die Literaturangaben deutlich. O. Hertwig (1898) weist unter den Zoologen zuerst darauf hin, der Botaniker Clausen spricht 1890 in seinen Untersuchungen an Lupinen, Weizenkeimlingen denselben Gedanken aus. Erst 1906, abgesehen von einigen Betrachtungen Driesch's (1898), nimmt Peter den Gedanken wieder auf und gibt ihm eine mathematische Form, die zeigt, daß der Chemismus des Seeigeleis den Gesetzen der Reaktionsgeschwindigkeit unterworfen ist.

Die auf Seite 110, 111 besprochenen Kurven haben schon dazu gedient, die Veränderungen an den Verhältnissen zwischen Plasma, Chromosomen- oder Kernvolumina zu zeigen. Sie werden hier noch einmal herangezogen, um folgendes zu betonen. Die Kurve, die das Verhältnis der Abnahme der Chromatinvolumina in der Entwicklungszeit zeigt, hat Ähnlichkeit mit der Kurve, die das Verhältnis der Zellvolumina in derselben Entwicklungszeit dargestellt. Das findet sich bei allen drei Kulturen. Es zeigt, wie eng der Zusammenhang zwischen den Veränderungen sein muß, die im Plasma- und Chromatinbestand der Zelle vor sich gehen.

Eindeutiger werden noch diese Beziehungen, wenn wir die auf Seite 114 dargestellten Kurven betrachten. Diese Kurven sind eine graphische Darstellung der hier abgedruckten Tabelle.

Beziehungen zwischen dem Chromosomvolumen und der zwischen den einzelnen Teilungen verstrichenen Zeit.

Stadium	Chromosomenvolumen	Zeit in Minuten	Chromosomenvolumen	Zeit in Minuten	Chromosomenvolumen	Zeit in Minuten
	Kälte 10° C		Normal 16—17° C		Wärme 20° C	
2	19,17	140	19,17	100	18,50	100
4	10,83	50	10,34	40	8.932	40
8	8.32	65	7,906	50	6,323	30
16	7,24	95	5,147	74	5,007	50
32	5,46	164	4,46	109	2,53	110
64—132	4,51	580	3,458	115	1,85	100
Bl. I	3,58	1060	2,406	152	1,22	110
Bl. II	2,76	1120	2,083	230	1,06	220
G. I	1.92	1900	1,459	350	0,92	390
G. II	1.003	2210	0,500	550	0,3345	410
Plutei	0,410	1230	0,2042	795	0,1382	700

habe, an bestimmten, bei allen Kulturen gleichen Entwicklungsstadien erfolgen. Diese Stadien sind durch einen gemeinsamen Zug gekennzeichnet, dies dient nicht zu ihrer kausalen Erklärung, sondern gibt nur an, wann sie entstehen.

Jedesmal, wenn eine Volumänderung des Keims eintritt, sei sie positiv oder negativ, deutet eine Veränderung in der Kernplasmarelation, also die Schwankungen zweiter Ordnung, dies an. Die Veränderungen schlagen nach der einen oder anderen Seite aus. Nach Schmidt ist bei *Echinus microtuberculatus*, und ich kann dies für *Strongylocentrotus* nur bestätigen, vor der Bildung des primären Mesenchyms eine schwache Größenzunahme des Keims bemerkbar. Dagegen findet sich bei dem Gastrulationsstadium eine Abnahme von etwa ein Fünftel der vorigen Größe (S. 314). Also gerade dann, wenn Umordnungen in dem sich entwickelnden Organismus stattfinden, zeigt die Kernplasmarelation, abgesehen von den Teilungsschwankungen, Schwankungen zweiter Ordnung, es findet stets eine Verschiebung zu ungunsten des Kerns statt. Da nach Schmidt die Häufigkeit der Kernteilungen nicht mit der Organbildung im Zusammenhang steht, so wird Wasserauf- oder -abnahme, vielleicht auch Wasserentstehung oder Zersetzung mit der Organbildung verbunden sein.

Nachdem ich die Beziehungen der Zellgrößen zu einander in allen drei Kulturen verglichen und daran die Besprechung der Veränderungen in der Abhängigkeit von Zellgröße und Chromosomengröße geknüpft habe, bleibt mir noch übrig, die Verhältnisse zwischen Kerngrößen und Chromosomengrößen auf ihre Ähnlichkeit zu untersuchen. Ich kann mich kurz fassen.

Bis zum II. Gastrulationsstadium werden in allen Stadien die Kerne absolut genommen chromatinreicher. Dies findet sich bei allen drei Kulturen wieder, wenn man den Chromatinbestand des Kerns am Anfang der Entwicklung und im II. Gastrulastadium vergleicht, nur daß dieser Chromatinbestand, relativ genommen, geringer in den Kältekernen ist.

Vom II. Gastrulastadium an findet eine Verschiebung zu ungunsten des Chromatins statt, genau wie bei dem Zell- und Chromosomenvolumenverhältnis auf denselben Stadien. Auch hier mache ich wie dort das passive Wachstum dafür verantwortlich.

e. Verhältnisse der Volumina zur Entwicklungszeit.

Zum Schluß noch dieser letzte Vergleich. Wie wichtig die Zeitdauer des Entwicklungsablaufes ist, wie sehr sie stets als Anzeichen

der beschleunigten oder verlangsamten Reaktionsgeschwindigkeit des Chemismus der Zelle beachtet werden muß, z. B. für die Synthese des Chromatins aus gewissen Protoplasmateilen, zeigen die Literaturangaben deutlich. O. Hertwig (1898) weist unter den Zoologen zuerst darauf hin, der Botaniker Clausen spricht 1890 in seinen Untersuchungen an Lupinen, Weizenkeimlingen denselben Gedanken aus. Erst 1906, abgesehen von einigen Betrachtungen Driesch's (1898), nimmt Peter den Gedanken wieder auf und gibt ihm eine mathematische Form, die zeigt, daß der Chemismus des Seeigeleis den Gesetzen der Reaktionsgeschwindigkeit unterworfen ist.

Die auf Seite 110, 111 besprochenen Kurven haben schon dazu gedient, die Veränderungen an den Verhältnissen zwischen Plasma, Chromosomen- oder Kernvolumina zu zeigen. Sie werden hier noch einmal herangezogen, um folgendes zu betonen. Die Kurve, die das Verhältnis der Abnahme der Chromatinvolumina in der Entwicklungszeit zeigt, hat Ähnlichkeit mit der Kurve, die das Verhältnis der Zellvolumina in derselben Entwicklungszeit dargestellt. Das findet sich bei allen drei Kulturen. Es zeigt, wie eng der Zusammenhang zwischen den Veränderungen sein muß, die im Plasma- und Chromatinbestand der Zelle vor sich gehen.

Eindeutiger werden noch diese Beziehungen, wenn wir die auf Seite 114 dargestellten Kurven betrachten. Diese Kurven sind eine graphische Darstellung der hier abgedruckten Tabelle.

Beziehungen zwischen dem Chromosomvolumen und der zwischen den einzelnen Teilungen verstrichenen Zeit.

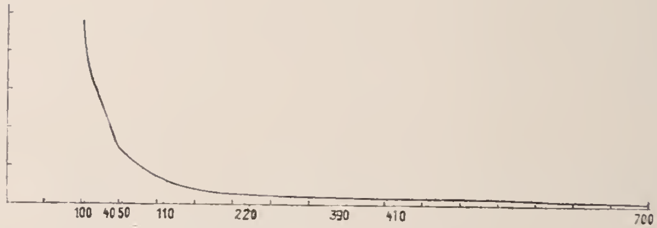
Stadium	Chromosomenvolumen	Zeit in Minuten	Chromosomenvolumen	Zeit in Minuten	Chromosomenvolumen	Zeit in Minuten
	Kälte 10° C		Normal 16—17° C		Wärme 20° C	
2	19,17	140	19,17	100	18,50	100
4	10,83	50	10.34	40	8.932	40
8	8,32	65	7,906	50	6.323	30
16	7,24	95	5,147	74	5,007	50
32	5.46	164	4.46	109	2,53	110
64—132	4,51	580	3.458	115	1,85	100
Bl. I	3,58	1060	2.406	152	1,22	110
Bl. II	2.76	1120	2.083	230	1,06	220
G. I	1.92	1900	1,459	350	0,92	390
G. II	1.003	2210	0.500	550	0.3345	410
Plutei	0.410	1230	0,2042	795	0,1382	700

In ihr sind noch einmal die Chromosomenvolumina der einzelnen Stadien und die zwischen den Stadien verstrichene Zeit für alle drei Kulturen gesondert dargestellt.

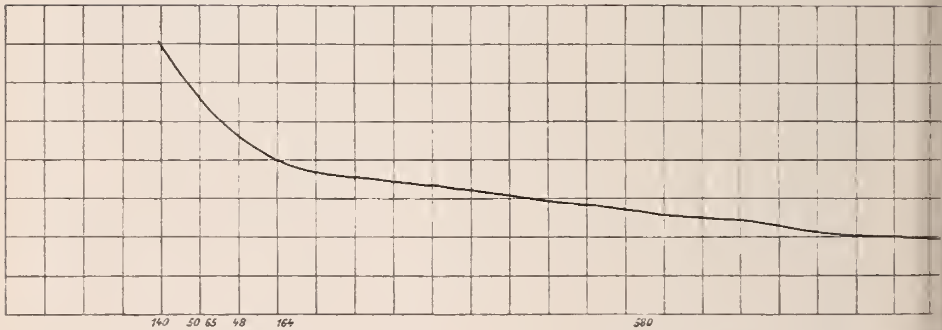
Die aus vorgedruckter Tabelle gewonnenen Kurven zeigen also, wie sich das Volum des einzelnen Chromosoms in der Zeit verändert, die zwischen den einzelnen von mir gewählten Stadien liegt. Die Zeitwerte sind als Abszissen, die Volumwerte als Ordinaten aufgefaßt. Meine Messungen hatten nun gezeigt, daß von einer Teilung zur andern kein Anwachsen des Chromosoms auf seine alte Größe stattfindet. Natürlich kann dann die Zellteilung nicht dadurch ausgelöst werden, daß das Chromatin sich auf seine doppelte Menge zwischen zwei Teilungen vermehrt hat. Boveri legt in seiner 1905 erschienenen Arbeit keinen großen Wert mehr auf das Anwachsen und Nichtanwachsen der einzelnen Chromosomen auf ihre alte Größe. »Ob diese Feststellung speziell für den jungen Echinidenkeim streng gilt, ist hier nicht zu entscheiden, im übrigen aber für unsere Betrachtungen gleichgültig« (S. 38). Ich dagegen kann die Tatsache des Anwachsens oder Nichtanwachsens des Chromatins zwischen zwei Teilungen nicht genug betonen; denn es fällt damit Boveris Annahme, daß eine Zelle sich teilt, wenn sie ihr früheres Maß an Chromatin erreicht hat. Die Zelle erreicht das anfängliche Volum ihrer einzelnen Chromosome nie: vor der ersten Teilung ist im befruchteten Ei, also in einer Zelle, das größte Quantum an Chromatin.

Ein bestimmtes Verhältnis der Abnahme des Chromatins im Verlaufe der Furchung zeigt sich nicht direkt. Ein solches muß aber da sein, da die Kurven (S. 114) eine ganz charakteristische Form haben. Die Beziehungen der Zeit zwischen den einzelnen Teilungen zu dem Volumen des einzelnen Chromosoms, die vorangehende Tabelle zeigt, lassen sich so aussprechen. Da alle drei für die verschiedenen Kulturen aufgestellten Kurven graphische Ähnlichkeit mit der logarithmischen Kurve zeigen und einigen Werte des Ausdrucks $y = e^x$ entsprechen, wenn y die Chromosomengröße, x die Zeit zwischen den einzelnen Teilungen bedeutet, so ist vielleicht die Chromosomengröße proportional dem Logarithmus der zwischen den einzelnen Teilungen verstrichenen Zeit. Es ist für die Auffassung der Tatsache, ob diese Gesetzmäßigkeit so streng existiert, ohne Bedeutung, da meine Werte nur Näherungswerte darstellen können. Jedenfalls ließe sich durch die Eigenschaft der Kurve die so auffallend langsame Verkleinerung der Chromosomen in der späteren Entwicklungsgeschichte des Tiers erklären, da das logarithmische Verhältnis be-

Fig. 4.



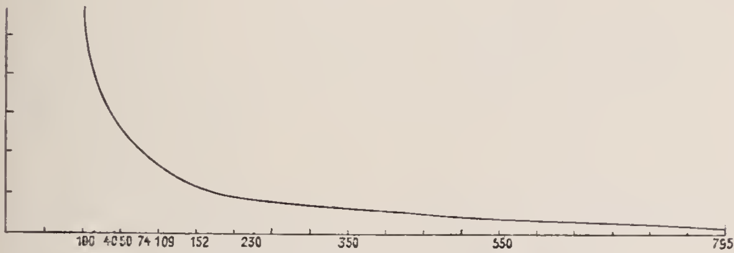
Abszisse x = Zeit 1 mm = 20 Minuten
Ordinate y = Chromosomenvolumen 1 mm = 3 μ^3
I. Wärmekultur.



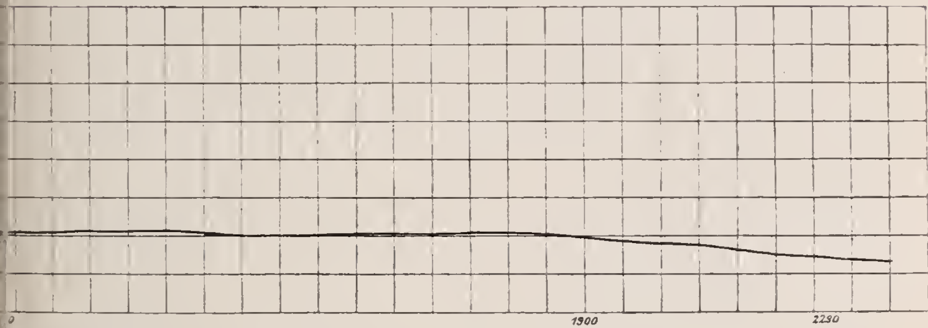
Abszisse x — Zeit 1 mm = 20 Minute
1

n Chromosoms und der Entwicklungszeit.

Fig. 5.



Abszisse x = Zeit 1 mm = 20 Minuten
Ordinate y = Chromosomenvolumen 1 mm = 3 μ^3
II. Normalkultur.



= Chromosomenvolumen 1 mm = 3 μ^3
r.

dingt, daß bei einem späteren relativ großen Zeitzuwachs nur eine kleine, für uns kaum meßbare Abnahme des Chromosomenvolums zu konstatieren ist.

Doch ist der Wert einer solchen, empirisch gewonnenen Kurve nicht zu hoch anzuschlagen, bei den meisten derartig gewonnenen Kurven findet sich diese Form. Die Kurve lehrt nur, daß ein dem verstrichenen Zeitmaß parallel großer Stoffumsatz, der zur Bildung des Chromatins führt, während der Furchung stattfinden muß. Die Chromatingröße ist bestimmt durch die Zeitdauer des Stoffumsatzes. Es scheint also ein äußeres Anzeichen gegeben zu sein, das den Teilungsmoment bestimmt. Eine bestimmte Größe der einzelnen Chromosomen, deren Zuwachs proportional der zwischen den einzelnen Teilungen verstrichenen Zeit ist, mag notwendig sein, um die Zellteilung auszulösen.

Nach R. Hertwig (1908) wird die Zellteilung ausgeführt, wenn durch ein bestimmtes Maß chemischer Umsetzung gleichsam eine bestimmte Reizschwelle erreicht ist. Diese Reizschwelle ist durch die Chromosomengröße bestimmt. Da wir gesehen haben, daß die Umsetzung in Chromatin nach jeder Teilung langsamer zu verlaufen scheint, also der Zwischenraum zwischen den einzelnen Teilungen größer wird, so fragt es sich, welche einzelnen Phasen des Teilungsvorganges an dieser Verlangsamung besonders beteiligt sind.

Folgende am lebenden Objekte gewonnene Tabelle (S. 116) zeigt für das 2, 4, 8, 16, 32, 64 Zellenstadium, wie sich die einzelnen Phasen des Zellteilungsvorgangs im Laufe der Entwicklung verschieben.

Die erste Phase, die auf der Tabelle als vierte bezeichnet ist, erstreckt sich von der fertigen Zellteilung bis zur Bildung des Monasters. Sie zeigt deutlich, daß hier, wo die Ausbildung der Chromosomen stattfindet, von jeder Teilung an, mit Ausnahme der ersten, ein größerer Zeitraum verstreicht. Daß in dieser Phase die chemische Arbeit geleistet wird, die sich dann in physikalische umsetzt, ist unbezweifelbar. Ihr Endausdruck ist die Chromosomenbildung und die Aufreihung in die Kernspindel. Also diese Phase trägt zur Verlangsamung der Teilung am meisten bei. Die zweite und dritte Phase, die sich von der Monasterbildung bis zum Amphiaster, von hier aus bis zur sogenannten Hantelfigur erstrecken, erleidet geringere Verschiebungen, in ihnen findet die Umordnung der Chromosomen und die Umbildung zu Kernbläschen statt. Dagegen wird die vierte Phase, die der eigentlichen Zelldurchschnürung mit jedem Teilschritte kleiner. Da aber nun mit der bei jedem Teilschritt absolut

I. Beobachtung. Zimmertemperatur.

Zellst.	Monaster-Amphiaster	Amphiaster-Hantel	Hantel-Zellteilungsende	Zellteilungsende-Monaster	Dauer jeder einzelnen Teilnng
2	25 Minuten	45 Minuten	20 Minuten	10 Minnten	100 Minuten
4	20 »	10 »	5 »	5 »	40 »
8	15 »	15 »	5 »	15 »	50 »
16	15 »	20 »	3,4 »	35 »	74 »
32	20 »	30 »	4,3 »	55 »	107 »
64	22 »	30 »	3	60 »	115 »

II. Beobachtung. Zimmertemperatur.

Zellst.	Monaster-Amphiaster	Amphiaster-Hantel	Hantel-Zellteilungsende	Zellteilungsende-Monaster	Dauer jeder einzelnen Teilung
2	18 Minuten	42 Minuten	18 Minuten	111 Minuten	99 Minuten
4	16 »	10 »	4 »	6 »	36 »
8	17 »	14 »	5 »	20 »	56 »
16	15 »	18 »	4 »	35 »	72 »
32	24 »	25 »	4 »	54 »	107 »

kleiner werdenden Kernkugel ihr Krümmungsradius größer wird (Rhumbler, 1902. S. 241), so wächst die Oberflächenspannung proportional mit dem Krümmungsradius. Also muß bei jeder neuen Teilung mehr Kraft verbraucht werden, also mehr Zeit vergehen, bis die Kraft gesammelt ist. Die Häufigkeit der Teilungen leidet dadurch. Es wird nicht der zur einzelnen Zelldurchschnürung gebrauchte Zeitraum länger, wie schon gesagt. Der Akt der Zelldurchschnürung selbst erfolgt in je kürzerer Zeit, je kleiner die Zelle ist. Die längst bekannte Tatsache, warum man in späteren Stadien so wenig gerade in Durchschnürung befindliche Zellen trifft, läßt sich verstehen, da der Teilungsmoment schon bei dem 64. Zellenstadium drei Minuten dauert.

Als Schlußstein meiner Ausführungen hätte ich gern exakt die Chromosomengröße aus dem Gewebe eines erwachsenen Tieres bestimmt. In dem Darme eines *Strongylocentrotus* fand ich spärliche Mitosen, mit zusammengeklebten Chromosomen, die mir kleiner erschienen als die mir aus dem Pluteusstadium bekannten. Doch exakte Maße konnte ich nicht gewinnen. Die Fortführung dieser Versuche und auch die Bestimmung der Chromosomengröße der Reifungstei-

lungen behalte ich mir für eine spätere Arbeit vor, um so ein einheitliches Bild der Chromosomenplasmarelation für die Gesamtentwicklung, soweit sie nachzuprüfen ist, zu gewinnen.

Hervorheben muß ich noch die Sonderstellung, welche die zweite Teilung des Seeigeleis nach meinen Befunden einnimmt. Die Chromosomengröße ist ganz unverhältnismäßig gering, die Zeit, in welcher ihr Material gebildet wird, gleichwohl im Verhältnis auffallend lang. Nach einer Deutung meiner Tabelle, die R. Hertwig (Archiv für Zellforschung, Vol. I. Heft 1) in seinem auf dem Bostoner Kongreß 1907 gehaltenen Vortrage ausgesprochen hat, könnte hier eine Nachwirkung des so interessanten Zustandes des reifen unbefruchteten Eis zu erblicken sein. Dieser Zustand kommt darin zum Ausdruck, daß die Eizelle, trotzdem sie ja durch ihre Eigenart besonders zu Teilungen befähigt ist, doch eine lange Frist in einem Lähmungszustand verharrt. Ich schließe mich ganz der Deutung Loebs (1905) in betreff der Lähmungserscheinungen des reifen Eis an. Nach Loeb ist der Akt der Befruchtung lebensrettend. Das unbefruchtete Ei des Seesterns geht rasch zugrunde, während das befruchtete am Leben bleibt.

Der Abbau der Moleküle im Plasma, die zu dem Aufbau des Chromatins dienen sollen, stößt bei den beiden ersten Furchungen auf Hemmungen, die noch von der Zeit vor der Befruchtung stammen. Die Synthese des Chromatins kann hier nicht so schnell vor sich gehen wie in den folgenden Teilungen, wo dieser Faktor überwunden ist. Auch steht diese Erscheinung in keinem Widerspruch mit dem Gesetz der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit. Es mag zwar verwundern, daß die Stoffwechselvorgänge, die sich zwischen Kern und Plasma abspielen, nicht zu allen Zeiten der Entwicklung gleich rasch verlaufen. Doch gehen in dem sich teilenden Seeigelei grob nachweisbare stoffliche Veränderungen vor. Schmidt (1904, S. 300) betont die Tatsache, die jeder an Seeigeln arbeitende Forscher bestätigen kann, daß die Aufnahme des Karmins bei verschiedenen Stadien durch die Beschaffenheit des Plasmas und des Kerns verschieden stark ist. Ein Hellerwerden des lebenden Keims bei der Entwicklung läßt sich auch dafür anführen.

Diese Veränderungen im Aufbau der Moleküle während der Furchung erklären den verschieden schnellen Verlauf der Stoffwechselvorgänge, denn Hamburger (1904, 1. Bd. S. 11) betont, »Anfangs- und Endgeschwindigkeiten der Osmose sind bei verschiedenen Stoffen verschieden.« So ist der scheinbare Widerspruch mit den Gesetzen der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit gelöst.

IV. Zusammenfassung der gewonnenen Resultate.

Ehe eine kritische Gegenüberstellung der Ergebnisse des speziellen Teils dieser Arbeit mit den Ansichten anderer Autoren versucht werden soll, möchte ich sie zusammenfassen, um eine knappe Übersicht über die gewonnenen Tatsachen zu erlangen.

I. Im Verlaufe der Gesamtentwicklung vom Ei des *Strongylocentrotus lividus* bis zum Pluteus findet eine Chromatinvermehrung des Keims statt. Aber die einzelnen Chromosomen jeder Zelle werden von Teilung zu Teilung kleiner. Sie wachsen nicht zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen auf ihr früheres Volumen an.

II. Das Wachstum der einzelnen Chromosomen ist als eine Synthese des vorläufig nicht näher zu definierenden Begriffes »Chromatin« aus dem Protoplasma aufzufassen. Die Stärke dieser Synthese wird durch die Reaktionsgeschwindigkeit des Entwicklungsverlaufs bestimmt.

III. Die Zellen der Kältetiere haben ein größeres Volumen als die der Wärmetiere. Doch scheinen die Zellen der zuerst betrachteten Gruppe von Entwicklungsstadien (2 Zellenstadium bis Blastula) in der Kältekultur absolute Größenzunahme zu zeigen. Die zweite Gruppe von Entwicklungsstadien (Blastula, Gastrula, Pluteus) zeigen eine relative Zunahme des Volums der Kältezelle, da die Anzahl der Zellen bei den Wärmetieren größer ist als bei den Kältetieren.

Für alle Stadien der zweiten Gruppe verhalten sich im Durchschnitt die Zellgrößen der drei Kulturen annähernd wie 1(W) : 1,4(Z) : 2,8(K).

IV. Die Verhältnisse der Chromatinvolumina auf gleichen Stadien von der Blastula an in allen drei Kulturen sind ähnlichen Schwankungen unterworfen wie die der Zellvolumina. Ein Rückschluß von Zellvolumen auf Chromosomenvolumen gleicher Stadien ist möglich. Die direkte Messung hat den schon von Boveri indirekt gefundenen Satz festgelegt:

»Die Größe der Larvenzellen ist eine Funktion der in ihnen enthaltenen Chromatinmenge.«

V. In den Größenverhältnissen zwischen Kern und Plasma aller Kulturen auf verschiedenen Stadien der Entwicklung zeigen sich Veränderungen der Größenbeziehungen von Kern und Plasma. Eine Reihe von in jeder Kultur wiederkehrenden Veränderungen

der Größenverhältnisse von Kern und Plasma ist auf den allmählichen Ausgleich der Kernplasmaspannung in den aufeinanderfolgenden Stadien zu schieben. Doch findet der Ausgleich der Kernplasmaspannung nicht in unter sich proportionalen Verhältnissen statt bei den einzelnen Kulturen. Es besteht die Tatsache, daß die Kernplasmarelation sich in der Kälte zu ungunsten des Plasmas verschiebt, doch das Maß dieser Verschiebung ist verschieden in den einzelnen Stadien. Rückschlüsse von Kernvolumen auf Zell- oder Chromosomenvolumen sind nur bei Kenntnis des Funktionszustandes des Kerns und des Maßes der Veränderung, das die Kerngröße bei abgeänderten Kulturbedingungen erleidet, gestattet.

Die Kernplasmarelation scheint Schwankungen zweiter Ordnung, die sich auf funktionelle Veränderungen beziehen, zu erleiden. (Blastula, Gastrula.)

VI. Die im Pluteusstadium erreichte Chromatinplasmarelation wird durch Wasseraufnahme in allen drei Kulturen zu ungunsten des Chromatins verschoben.

VII. Die Chromatinmenge des Embryos scheint annähernd auf gleichen morphologischen Entwicklungsstadien der drei Kulturen dieselbe zu sein (Blastula I, Blastula II). Die chemische Constitution des Embryos erscheint dadurch bestimmend für das Eintreten gewisser morphologischer Veränderungen. Vielleicht läßt sich hier eine Beziehung zu den Sachs'schen organbildenden Substanzen finden.

V. Kernoberfläche, Zellzahl Zellgröße, Chromosomengröße in ihren gegenseitigen Beziehungen.

Die Literatur, die sich mit ähnlichen Fragen beschäftigt, ist verhältnismäßig gering. Die Botaniker haben ihnen länger ihr Interesse zugewandt als die Zoologen. Erst durch die entwicklungsphysiologische Richtung ist auch von diesen ihre Bedeutung erkannt, daher kann es nicht wundern, daß nur Teilgebiete dieser Fragen bearbeitet und sich vorläufig, da der zusammenfassende Gesichtspunkt, die Kernplasmarelation, nicht überall als Klärer angewandt ist, weitgehende Differenzen in den Ansichten der Autoren zeigen. Diese lassen sich aber fast alle auf Spezialfälle zurückführen, und es ist nicht zu viel behauptet, wenn nach den Ergebnissen der Marcus'schen und meinen Untersuchungen gesagt wird, daß die starren, für die Zellzahl ausgesprochenen Gesetzmäßigkeiten Abänderungen erleiden können.

Schwerwiegend sind für eine Beurteilung meiner Resultate folgende beiden Tatsachen. 1. Die Chromosomengrößen sind ebenso abhängig von Wärme und Kälte wie die Kern- und Zellgrößen. 2. Die Chromosomen wachsen nicht zwischen den einzelnen Teilungen auf ihre frühere Größe heran. Durch die erste Erscheinung werden die Chromosomen ihrer Sonderstellung beraubt, sie sind nicht mehr, wie Boveri will, in der Größe ihres Wachstums durch sich selbst bestimmt, sondern zeigen, was ja selbstverständlich ist, daß ihre Masse in Korrelation zu den wechselnden Zuständen der Zelle steht. Ihre Zahl ist nur das, was ihr O. Hertwig (1894) und Fick (1905) zuschreiben, die beste taktische Anordnung, um den einschneidenden Akt der Kernteilung auszuführen. Nur in der Kernteilungsperiode nimmt das Chromatin die Gestalt des Chromosoms an, seinen anderen Funktionen kommt es im ruhenden Kern in wechselnder Form nach. Diese Funktionen sind so verschiedenartig von den einzelnen Autoren (Prowazek 1907, Loeb 1905) bestimmt, daß in der Auffassung der Aufgabe des Chromatins im Stoffwechsel der Zelle keine Einigung erzielt ist.

Es ist nun nicht einzusehen, warum die Arbeitsleistungen an die Zahl und nicht an die Masse gebunden sein sollen. Boveri (1905) hat gerade der Zahl der Chromosomen, deren Konstanz von Anhängern der sog. Individualitätshypothese als Stütze betrachtet wird, als einen wichtigen Faktor für die resultierende Kerngröße angesehen. Seine indirekt gefundene These lautet: Die Kernoberfläche ist proportional der Chromosomenzahl. Oft ist bei Besprechung seiner Behauptung statt Chromosomenzahl Chromatinmenge gesetzt. Boveri konnte dies, da er das Chromosom als ein annähernd stabiles Gebilde während der Zellteilungen des Entwicklungsverlaufes betrachtete. Für ihn ist annähernd gleiche Zahl annähernd gleiche Masse, nach meinen Untersuchungen ist das für die verschiedenen Stadien nicht der Fall. Ist Boveris Gesetz nun nur für die von ihm untersuchten Stadien gültig, Gastrula und Pluteus?

Die Tabelle (S. 121) zeigt die Verhältnisse der Chromatinmenge zur Kernoberfläche, wie sie sich nach den von mir berechneten Werten gestalten. Das Chromatinvolumen der einzelnen Zelle ist gleich eins gesetzt und die Größe der Kernoberfläche darauf bezogen.

In der Kältekultur bietet sich ein ziemlich einheitliches Bild. Vom 64 Zellenstadium an haben die Kältekerne die größte Oberfläche im Vergleich zu ihrer Chromatinmenge, wenn wir die anderen beiden Kulturen damit vergleichen. Wir finden hier z. B. bei der Blastula I

Verhältnis von Kernoberfläche zu Chromosomvolumen.

Entwicklungsstadien	Kälte	Zimmer	Wärme
2 Zellenstadien	7,8 : 1	6,4 : 1	7,4 : 1
4 »	4,6 : 1	3,6 : 1	5,4 : 1
8 »	3,6 : 1	3,6 : 1	3,8 : 1
16 »	3,6 : 1	4,0 : 1	3,6 : 1
32 »	4,6 : 1	4,4 : 1	6,4 : 1
64—128 »	5,0 : 1	3,4 : 1	3,1 : 1
Bl. I	5,0 : 1	2,6 : 1	2,0 : 1
Bl. II.	5,2 : 1	1,8 : 1	1,8 : 1
G. I	3,6 : 1	2,2 : 1	2,0 : 1
G. II	4,6 : 1	5,1 : 1	3,6 : 1
Pl.	6,8 : 1	6,0 : 1	5,2 : 1

und II, daß die Oberfläche des Kältekerns sich zur Chromatinmenge wie 5 : 1 verhält, dagegen in der Wärmekultur wie 2 : 1. Hier wechselt das Verhältnis von Kernoberfläche zu Chromatinmenge auf gleichen Stadien bedeutend. Und doch ist bei diesen Fällen die Zahl der Chromosomen konstant. Nur die Chromatinmenge ist verschieden.

Die Pluteuskerne aller drei Kulturen zeichnen sich durch besonders große Kernoberflächen aus.

K	Z	W
6,8 : 1	6,0 : 1	5,2 : 1

Die Chromatinarmut dieser Kerne ist auffallend. Bedeutend ist die Vergrößerung der Kernoberflächen, im Verhältnis zur Chromatinmenge des Kerns, wenn wir das erste und zweite Gastrulastadium aller Kulturen vergleichen.

G. I:	3,6 : 1 (K)	2,2 : 1 (Z)	2,0 : 1 (W)
G. II:	4,6 : 1 (K)	5,1 : 1 (Z)	5,2 : 1 (W)

Dies zeigt deutlich, daß die einzelnen Entwicklungsstadien, da sich ihre Kernoberflächen in den verschiedenen Kulturen verschieden verhalten, veränderliche Bedürfnisse in Bezug auf Resorption und Oxydation haben müssen. Natürlich gilt dieser Schluß nur, wenn die Annahme richtig, daß der Kern das Oxydationszentrum der Zelle und die Oberflächen der Kerne die Austauschstellen der oxydierten Stoffe sind. Auch zeigt eine einfache Überlegung, daß in dem sich

entwickelnden Seeigelei die Chromosomenzahl nicht der bestimmende Faktor der Kerngröße sein kann. Es steht fest, daß die Kerne des Pluteus kleiner sind als die Kerne z. B. des 32 Zellenstadiums. Je kleiner eine Kugel, also hier die Kernkugel, je größer ihre relative Oberfläche. Da nun aber die Chromosomenzahl gleich bleibt, also auch, nach BOVERI, annähernd ihr Volumen, so stellt sich hier, einfach mathematisch bewiesen ein Mißverhältnis zwischen Oberfläche und Zahl heraus. Oder sollte BOVERI nur Spezialfälle herangezogen haben? In der normalen Entwicklung stimmt das Gesetz nicht, sondern nur, wie sein Autor sagt, bei Fällen von abnormer Chromosomenzahl, bei denen die Chromosomen ihr typisches Volumen behalten sollen.

Ist schon dies abweichende Verhalten des Verhältnisses von Kernoberfläche und Chromosomenzahl in der Normalentwicklung und in den von BOVERI 1905 angeführten Spezialfällen überraschend, so fordert der am Anfange meiner Arbeit zitierte Ausspruch, der die Chromatinvermehrung als eine Funktion des Chromatins selbst darstellt, noch mehr eine nähere Betrachtung heraus.

In den vorangehenden Seiten habe ich gezeigt, daß die Verhältnisse der Kern- und Chromosomenvolumina in den verschiedenen Entwicklungsstufen nicht konstant bleiben. Weiter ist wahrscheinlich gemacht, daß die Kerngröße sich zwischen zwei Teilungen verändert. Diese doppelten Schwankungen der Kerngröße, also daher auch der Kernoberflächen lassen den Metazoenkern als Ausgangspunkt für Vergleiche ungeeignet erscheinen. Sicherer ist es, die Chromosomen direkt zu messen, als nur die Kernradien.

Aber nicht nur diese Betrachtung mag das Gesetz vom proportionalen Kernwachstum nicht als allgemeingültig erscheinen lassen. Es war gestützt auf die Erfahrungen, die BOVERI durch die Bestimmung der Zellenzahl an Larven mit abnormer Chromosomenzahl gewonnen hatte. Die Methode der Kernzählung, die BOVERI angewandt, hat einen Mangel. SCHMIDT (1904), der die genaueste Entwicklungsgeschichte des Seeigels bis zum Pluteus geschrieben hat, sagt S. 519: »Die Methode der Kernzählung setzt stillschweigend voraus, daß zu den Kernen in den verschiedenen Keimbezirken die gleiche Protoplasmamenge gehöre, dies ist sicherlich nicht der Fall.« Die Zellgröße läßt sich also nur annähernd durch die Methode der Kernzählung bestimmen.

BOVERI sagt (1905, S. 74): »Die Größe der Larvenzellen ist eine Funktion der in ihnen enthaltenen Chromatinmenge und zwar ist das

Zellvolumen der Chromosomenzahl direkt proportional.« Nun habe ich gezeigt, daß der erste Teil dieses Leitsatzes mit meinen Resultaten übereinstimmt. Doch erscheint mir der zweite Teil »das Zellvolumen ist der Chromosomenzahl direkt proportional«, wenig gestützt, da die Zellgröße indirekt bestimmt wurde. Bei allen meinen Kulturen, in allen verschiedenen Stadien war die Chromosomenzahl stets gleich, das Zellvolumen wurde annähernd durch die Chromatinmenge bei den von mir untersuchten Zellarten bestimmt. Die Menge des Chromatins war also dem Zellvolumen annähernd proportional, die Zahl der Chromosomen spielte keine Rolle.

Allein die Chromatinmenge war ausschlaggebend für die Zellgröße. Die Chromatinmenge wird aber durch die Menge an Plasma, welche das Ei vor der Furchung hatte, bestimmt. Ein Fragment, das nur die Hälfte an Plasma enthält, steht unter anderen Bedingungen des Stoffwechsels als ein Ganzei. Es können nicht ohne weiteres Halbeier mit normaler Chromosomenzahl mit Ganzeiern, die durch Schütteln die doppelte Chromosomenzahl als Ausgangspunkt der weiteren Teilungen erhalten haben, verglichen werden.

Zwei Faktoren, Plasmabestand und Chromosomenzahl, sind geändert.

	Plasmamenge	Ausgangsmenge an Chromatin	Ausgangszahl der Chromosomen
Arrhenokaryotische Larve	annähernd 1/2	1/2	1/2
Thelykaryotische Larve	1	1/2	1/2
Amphikaryotische Fragmentlarve . . .	annähernd 1/2	1	1
Diplokaryotische Larve	1	1	2
Normale Larve	1	1	1

Diese Gegenüberstellung zeigt drei Faktoren, die abgeändert werden können, da sich Zahl und Menge des Chromosoms nicht decken. Die beiden Faktoren: Menge des Chromatins und Zahl der Chromosomen müssen bei jedem Schlusse, der etwas über Zell- oder Kerngröße sagt, einzeln behandelt werden.

Larven mit einer so verschiedenen Entstehungsgeschichte, wie es die amphikaryotischen, arrhenokaryotischen, diplokaryotischen, thelykaryotischen Larven sind, erfordern also eine besondere Auf-

merksamkeit, wenn man ihre veränderten Voluminaverhältnisse erklären will.

Wie gesagt, hatte Boveri aus ganzen Eiern gezogene, also aus normalen Befruchtungen gewonnene, d. h. amphikaryotische Larven in verschiedenen Stadien nicht miteinander auf Kern- und Zellgröße verglichen. Er weist auf eine Stelle der Schmidt'schen Arbeit hin: »dagegen ist die Kerngröße von der fertigen Gastrula nahezu konstant« (Boveri 1905. S. 12), was sich, da das Wort »nahezu« ein schwankender Begriff ist, auch mit meinem Resultat decken kann.

G. II	1,5 (W)	1,8 (Z)
Pl.	1,3 (W)	1,6 (Z)

Bei einer Normalentwicklung finden sich bei den beiden Stadien, an denen Boveri seine Messungen ausführte, bei der Zimmerkultur eine Differenz von 0,2 μ im Radius. Diese Differenz wird sich natürlich vergrößert bei der Kernoberfläche- und Volumenberechnung finden. Es ist also sehr zu beachten, daß man bei jedem neuen Entwicklungsstadium einen neuen Ausgangspunkt des Vergleichs bekommt. Schmidt hatte Kerne nur auf Schnitten gemessen, die noch unsicherere Resultate geben als Totalpräparate. Da sich Boveri, wie oben gesagt, auf die Schmidt'sche Arbeit in seiner Annahme, daß die Kerngrößen von der Gastrula an nahezu konstant sind, stützt, so wäre es wichtig, zu erfahren, ob diese Konstanz sich bei arrhenokaryotischen, amphikaryotischen und diplokaryotischen Larven findet. In der Normalentwicklung ist sie nicht vorhanden; für das Gastrula- und Pluteusstadium von Larven mit abnormer Chromosomenzahl ist kein genauer Wert von Boveri angegeben. Es liegt nicht in meinem Sinn, sämtliche geistreich erdachten Versuche Boveris durchzusprechen, da ich sie nicht nachprüfen konnte, ich halte mich nur an den einfachsten Fall, an die parthenogenetischen Larven, nach Boveris Nomenklatur an die thelykaryotischen. Hier liegen Beobachtungen von Wilson (1901) und Herbst (1907) vor, die zwar mit anderen Absichten gemacht, doch auch Streiflichter auf die Frage nach der Kerngröße werfen. Ich selbst war durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Wassilieff (Kiew) in der Lage, Messungen für Eier von *Strongylocentrotus lividus* zu machen, leider nur an Schnitten, die Wassilieff für seine Arbeit »Über künstliche Parthenogenesis des Seeigeleis« hergestellt hatte. In Übereinstimmung mit Herbst (1907, S. 21) fand ich nicht halb so große Kerne, sondern

viele normalkernige Stadien. Herbst sagt: »Die von mir auf ihre Kerngröße untersuchten parthenogenetischen Larven erwiesen sich nicht als halbkernig, sondern als normalkernig, das stimmt mit der Häufigkeit der Monaster in meinen Stadien überein.« Boveri, der selbst 1905 keine thelykaryotischen Larven gezüchtet hatte, hatte schon damals vorhergesagt, daß eine große Variabilität in den Kernverhältnissen nicht überraschen könne. Da es auch diplothelykaryotische Larven mit einem Monasterstadium, also nach ihm mit normaler Chromosomenzahl geben könne, so ließe sich auch theoretisch die Normalkernigkeit erklären.

Aber diese Erklärungen sind nur durch Befunde gestützt, die sich auf Eier mit abnormer Chromosomenzahl beziehen.

Meine Untersuchungen waren an Eiern mit normalem Plasmainhalt, normaler Chromatinmenge und Chromosomenzahl ausgeführt. Ich hatte durch Messung der Chromosomengrößen der drei Zuchten unter verschiedenen Kulturbedingungen gezeigt, daß die Größe des einzelnen Chromosoms von der zwischen den einzelnen Teilungen verstrichenen Zeit abhängig ist.

Da nun bei dem parthenogenetischen Ei die Zeit zwischen den einzelnen Teilungen bedeutend länger ist als bei dem normal befruchteten, findet in dieser längeren Zeit eine größere Synthese des Chromatins aus dem Protoplasma statt. Ob die Chromatinvermehrung das sekundäre oder primäre Moment der Verzögerung der Teilung ist, kann nicht bestimmt werden. Der langsame Teilungsverlauf ist von Loeb festgestellt. Scheinbar günstig für die Boveri'sche Ansicht von dem Verhältnis von Oberfläche zu Chromosomenzahl ist das von Herbst (1907) bestätigte häufige Auftreten von Monasterbildungen ohne darauffolgende Zweiteilung. Da Herbst selbst erwähnt, übernormalkernige Eier gefunden zu haben, so entstehen sowohl unternormalkernige, normalkernige und übernormalkernige Eier unter den gleichen Anfangsbedingungen.

Warum nun die haploide Chromosomenzahl nicht bei allen Eiern in die diploide übergeführt wird, ist nicht erklärt. Die Zelle scheint befähigt durch verschiedene Mittel ihren Chromatingehalt zu vermehren. Das in diesem Fall am häufigsten angewandte Mittel ist die Monasterbildung, die eine Verdoppelung der Chromosomenzahl und Chromatinmenge der einzelnen Zelle bewirkt. Ein anderes Mittel könnte die Vergrößerung des einzelnen Chromosoms selbst sein, hier bleibt die Zahl konstant und die Menge des Chromatins vermehrt sich nur.

Untersuchen wir die Chromosomengröße der Äquatorialplatten bei parthenogenetischen Eiern.

Die von mir beobachteten Stadien zeigen merkwürdige Größenverhältnisse. Es hatte eine zweipolige Spindel des Zweizellenstadiums (Mg Cl_2) 4 μ lange, 1 μ breite Chromosomen, ein anderes Ei auf demselben Stadium 3 μ lange und 1 μ breite Chromosomen. Bei einer dreipoligen Spindel finden sich 2 μ lange, 1 μ breite Chromosomen, ein Vierzellstadium zeigte 2 μ lange, 0.8 μ breite Chromosomen. Da die meisten Chromosomen auf den frühen Entwicklungsstadien, die mir zu Gebote standen, unter sich verschieden lang, verschieden geformt waren, so kann erst eine genaue Analyse einer vollständigen Äquatorialplatte entscheiden, ob die Chromatinmenge im Laufe der Embryonalentwicklung, wie es nach meinen Vorstellungen geschehen müßte, sich der des normalen Eies näherte. Einen Ansatz machen die Chromosomen in ihrer Breite, da sie mehr als halbmal so breit als die normalen Chromosomen sind. Diese unvollständigen Messungen an Schnitten durch solche an Zertrümmerungspräparaten, an Tieren aus derselben Zucht zu vervollständigen, wird meine spätere Aufgabe sein. Wilson (1901) gibt in seinen Abbildungen Chromosomen der verschiedensten Formen und Größen; ja er meint auch (S. 546), daß die Chromosomen bei parthenogenetischen Eiern ein halbmal größer als bei normal befruchteten Eiern zu sein scheinen. Herbst spricht in seiner neuesten Arbeit davon, daß nicht alle Chromosomen zur Kernbildung einbezogen werden. Es ist also bei Schlüssen aus der Chromosomenzahl auf Zell- oder Kerngröße große Vorsicht nötig.

Schon Wilson hat (1901, S. 542—548) ausgeführt, wie sich die Teilungsvorgänge bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern und bei normal befruchteten unterscheiden. Es zeigte sich besonders, daß der Eikern eine bedeutende Größenzunahme im parthenogenetischen Ei erleidet und daß ein heftigeres Zusammenströmen körnchenfreien Plasmas um den Kern sich hier zeigte als im befruchteten Ei.

Dies sind Anzeichen von energisch vor sich gehendem Stoffwechsel. Dieser muß, soll ein regelrechter Ablauf der Furchung stattfinden, im parthenogenetischen Ei erhöht werden. Denn nur die Vermehrung der Chromatinmenge bedingt diesen. Das lebhafte Zusammenströmen von körnchenfreiem Protoplasma um den Kern deutet eine verstärkte Synthese des Chromatins an. Das befruchtete Ei hat natürlich auch vor der ersten Teilung eine Neubildung von Chromatin.

Hier fällt aber dies nach WILSON nicht so auf wie bei den thelykaryotischen.

Dieser einfachste Fall von Veränderung der Chromosomenzahl, wie es ein solches Ei bietet, lehrt folgendes: Nicht allein durch Verdoppelung der Chromosomenzahl, sondern auch durch Vermehrung des Volumens der einzelnen Chromosomen, deren Zahl konstant bleibt, scheint sich das Chromatin im parthenogenetischen Ei vermehren zu können. Um dies nachzuprüfen, muß die Chromatinmenge eines solchen Eis exakt bestimmt werden.

Vorderhand scheint dies nun bei den abweichenden Chromosomenformen parthenogenetischer Eier fast unmöglich, vielleicht ergeben veränderte Aufzuchtbedingungen regelmäßige Formen, da ja die Kältechromosomen normaler Larven am leichtesten meßbar sind.

Eine normalkernige parthenogenetische Larve braucht also nicht bei frühen Entwicklungsstadien schon ebensoviel Chromatin zu besitzen als die Normallarve gleicher Stufe. Nur müssen sich Anzeichen zeigen, daß zwischen zwei Teilungen ein stärkeres Anwachsen der Chromosomen stattfindet als bei der normalen Entwicklung. Ich glaube auch, daß hier sich das Oberflächengesetz BOVERIS noch weniger halten läßt, als bei der Normalentwicklung für gleiche Stadien, da ein Mißverhältnis an Chromatin von Anfang an bei den thelykaryotischen Larven besteht. Dieses muß durch gesteigerte Funktionstätigkeit des Kerns ausgeglichen werden, die sich in einer größeren Variabilität der Kerngrößen zwischen den einzelnen Teilungen ausdrückt. Eine gesteigerte Funktionstätigkeit des Kerns geht mit wechselnden und wachsenden Oberflächen desselben Hand in Hand.

Bei allen Versuchen BOVERIS, bei denen der Ausgangspunkt kein so großes Mißverhältnis zwischen Kern und Plasma zeigt, wie es bei dem thelykaryotischen Ei der Fall ist, bei dem zu der normalen Plasmamenge nur die Hälfte der normalen Chromatinmenge kommt, werden sich die Verhältnisse zwischen Plasma, Kern und Chromatin mehr denen eines normal befruchteten Eis nähern.

So scheint es mir, daß da, wo sowohl Plasma annähernd als auch Chromatin auf die Hälfte reduziert sind, also beim arrhenokaryotischen Ei, die Kerne eine halbmal so große Oberfläche haben können als bei amphikaryotischen Ganzeiern. Das würde zu meinen Voraussetzungen passen, bei denen der Plasmagehalt des Eis mitbestimmend für die Kerngröße erscheinen muß.

Boveri aber zog amphikaryotische Larven aus kernhaltigen Bruchstücken, sie besaßen annähernd ebensoviel Plasma bei dem Ausgangspunkt der Entwicklung, aber die doppelte Chromatinmasse wie diese.

Beachten wir folgende Gegenüberstellung genau, die nach Boveris Angaben gemacht ist.

	Arrhenokaryotische Fragmentlarven	Amphikaryotische Fragmentlarven	Amphikaryotische Ganzlarven
Verhältnisse der Chromosomenzahlen .	1/2	1	1
» der Zellzahlen	2	1	1
» der Durchmesser[1]	1 1/2	2	2
» der Kernoberflächen . . .	1	2	2[2]
» der Plasmamasse am Ausgang der Entwicklung . .	1/2	1/2	1

Die amphikaryotische Fragmentlarve und die amphikaryotische Ganzlarve sollen trotz des ungleichen Plasmagehalts sich in ihren Kernoberflächen zu der der arrhenokaryotischen Fragmentlarven wie 2 : 1 verhalten. Es muß also nach Boveri gleich sein, ob das Ei seine ganze oder halbe Plasmamasse zur Synthese des Chromatins besitzt. Nur weil gleich viel Chromosomen in beiden sind, nämlich die Normalzahl, deshalb soll hier die gleiche Kerngröße resultieren. Die Plasmamasse beim Ausgang der Entwicklung greift also nicht bestimmend ein, ein Resultat, das sich nur begreifen ließe, wenn die Chromatinmenge nur eine Funktion von sich selbst wäre. Und doch bezieht das Chromatin seinen Baustoff aus dem Plasma?

Diese Betrachtungen führen ungezwungen auf eine weitere schon angedeutete Frage hin. In dem speziellen Teil dieser Arbeit war schon betont worden, daß das von Driesch aufgestellte Gesetz von der fixen Zellgröße nicht richtig ist. Sein Autor hatte es so formuliert. (1898, S. 829): »So kann dann wohl als bewiesen gelten, daß unter ungleichen Bedingungen, bei verschiedener Keimgröße, *die Zellenzahl von Elementarorganen variabel, und zwar in Proportionalität zur Keimgröße variabel, die Zellgröße aber konstant ist.*« Marcus und ich haben gezeigt, wie wichtig die Be-

[1] Boveri S. 8.

[2] Boveri S. 43.

achtung des einschränkenden Zusatzes »unter gleichen Bedingungen« ist. Driesch hatte unter ungleichen Bedingungen nur verschiedene Keimgröße verstanden. Schwankungen in der Temperatur (Seeigelei), ergaben wechselnde Zellgröße. Sie waren nach meinen Untersuchungen an dem normalen Echinidenkeim durch die Chromatinmenge bestimmt, die wiederum für die einzelne Zelle von der Entwicklungsgeschwindigkeit gesetzmässig abhängig ist oder auch umgekehrt. Schon Boveri hat gezeigt, daß die fixe Größe keine konstitutionelle Eigenschaft der Organzellen sei, wenn man sich nur auf die Erfahrungen, auf welche Driesch sich allein gestützt hat, beruft. Boveri wendet mit Recht ein, daß erst seine eigenen Experimente die zweite Alternative, den Satz von der fixen Anzahl von Teilungsschritten ausgeschlossen hätten. Morgans und Drieschs bekannte Versuche lehren nach Boveri (1905. S. 68) nichts anderes als »daß bei ganz verschiedener Ausgangsmenge an Protoplasma und somit bei ganz verschiedener Organgröße die Zellgröße die gleiche ist.«

In diesem Satz ist ein wichtiges Moment nicht erwähnt. Er kann nur unter zwei Bedingungen gelten, die erste ist, daß die Chromatinmenge der einzelnen Zelle am Endpunkte der Entwicklung die gleiche in beiden entstehenden Organismen ist; dies ist nach meiner Meinung nur möglich, wie ich gezeigt habe, wenn das Verhältnis Plasma- und Chromatinmenge am Ausgangspunkt dasselbe war, was ja auch Boveri annimmt. Die zweite Bedingung, daß auch die Gleichheit der äußeren Umstände, Temperatur zum Beispiel, bei Aufstellung eines solchen Satzes betont werden müssen, haben Marcus und meine Versuche gezeigt. Sie lehren eindeutig, daß wenn zwei Eier sich in Bezug auf Protoplasma und Chromatin gleich verhalten, zwei Organismen entstehen können, die ungleiche Zellgrößen haben, deren Zellzahl aber verschieden ist.

Da so weit ich beurteilen kann, hohe oder tiefe konstante Temperaturen bei den Versuchen von Driesch, Morgan und Boveri ausgeschlossen waren, so sind sie im weiteren Sinne als Spezialfälle zu betrachten. Sie gehören alle zu einer Gruppe von Versuchen, bei denen die Reaktionsgeschwindigkeit des Plasmas bei den Versuchsobjekten die gleiche war. Marcus' Peters' und meine Versuche sind in die Reihe von Versuchen einzureihen, bei denen die Versuchsobjekte sich bei ungleicher Reaktionsgeschwindigkeit des Plasmas entwickelten.

Es wird sich bei diesem erweiterten Gesichtspunkt ergeben, daß nicht wie Amelang, Driesch, Rabl, Sachs, Strasburger behaupten

die Zellzahl allein variabel ist und die Zellgröße konstant, sondern es werden sich weitere Fälle finden, bei denen Zellzahl und Zellgröße variabel sind (Marcus). Sowie sich die Aufmerksamkeit der Forscher mehr auf diese allgemein biologischen Fragen richtet werden sich für den zweiten Fall weitere Beispiele finden.

Jedenfalls darf auf Grund der von R. Hertwig bei Protozoen gemachten Versuche die Forderung erhoben werden, daß Bedingungsänderungen — seien es Temperatur- oder Konzentrationsschwankungen — bei Pflanzen und Tieren weiter versucht werden, um zu erfahren, ob die Zellgröße eine Funktion der Chromatinmenge, ob diese wieder von der Ausgangsmenge des Plasmas abhängt. Wie sich dann diese Chromatinmenge auf die einzelnen Zellen verteilt, scheint sowohl von der Reaktionsgeschwindigkeit des Plasmas einerseits als auch von der Größe der Ausgangsmenge an Chromatin andrerseits abzuhängen.

So wäre eine befriedigende Lösung der Probleme von der fixen Zellzahl oder Zellgröße erst zu erwarten, wenn die chemisch-physikalischen Gesetze, unter denen sich das Zelleben abspielt, bekannt sind.

Nicht zu trennen ist von der Frage nach der fixen Zellzahl oder Zellgröße die Untersuchung, wann sind morphogene Elementarprozesse beendigt. Bei Morgan ist die bestimmende Größe die Zellzahl, bei Driesch die Zellgröße, bei R. Hertwig die Kernplasmarelation.

Die Zellzahl kann es nach Boveri und Marcus nicht sein, die Zellgröße kann nach Marcus und mir nicht verantwortlich gemacht werden. Es bleibt nur die Chromatinplasmarelation. Sie ist nach Hertwig, Boveri der bestimmende Faktor. Während Boveri der Chromosomenzahl die Hauptrolle bei der Bestimmung der Kernplasmarelation zuschreibt, glaube ich gezeigt zu haben, daß der Chromatinmenge die führende Stellung gebührt. Diese ist wiederum von der Ausgangsmenge an Plasma und der Reaktionsgeschwindigkeit des Organismus abhängig.

Mit einer bestimmten Chromatinmenge im Keim muß aber eine bestimmte chemische Zusammensetzung des Protoplasmas verbunden sein. Dies müßte nun für alle Stadien, in denen morphogene Prozesse beendigt sind, festgestellt werden. Die Bestimmung der Chromatinmenge der einzelnen Zelle und Zellzahl des ganzen Keims wären die Vorbedingungen hiezu. Versucht habe ich dies nur für die beiden von mir abgegrenzten Blastulastadien. Eine annähernde

Übereinstimmung der Chromatinmenge in diesen Stadien der Larven aller drei Kulturen führte mich zu der Annahme, daß ein morphogener Prozeß beendigt sei, wenn das Plasma durch den Abbau an Chromatin bildender Substanz eine bestimmte chemische Konstitution erreicht hat. Es würden sich also nach Driesch (1898, S. 453) »durch chemische Effekte gekennzeichnete Vorgänge als innere physiologische Mittel der Ontogenesis darstellen.«

Oder einfacher ausgedrückt, es wären nach Sachs organbildende Stoffe vorhanden, die den Anfang oder das Ende morphogener Prozesse bedingten. Aber diese Auffassung führt vorläufig noch auf das Gebiet der Hypothese, das ich nicht betreten will.

Schlußbetrachtung.

Meine experimentellen Untersuchungen wurden an dem Ei des *Strongylocentrotus lividus* gemacht, das seiner chemischen Zusammensetzung nach unbekannt ist.

Die Versuchsanordnung wurde so gewählt, daß keine Änderung in den Mengenverhältnissen des Eis stattfand. Eine Aufzuchtsbedingung wurde geändert und zwar nur so, daß sich der Form nach normale Plutei entwickeln konnten.

Es ist bekannt, daß der normale Entwicklungsgang an das Verhältnis gebunden ist, welches zwischen dem osmotischen Druck innerhalb und außerhalb der Larven existiert. (Herbst, 1893.) Wir wissen durch Van 't Hoff, daß die Zunahme, welche der osmotische Druck mit steigender Temperatur erfährt, von der Natur des gelösten Stoffes unabhängig ist oder daß der osmotische Druck mit steigender Temperatur in dem gleichen Verhältnis wie sie zunimmt. Wenn dies nach Herbst (1895) auch für die Gewebeflüssigkeit der Seeigel gültig ist, so nähme der osmotische Druck, also auch das Verhältnis der Druckdifferenzen innerhalb und außerhalb der Larven, in gleichem Maße zu. Also die Abänderung in den physikalischen Entwicklungsbedingungen war durch die Aufzucht der Seeigellarven in den gewählten Temperaturen wieder ausgeglichen worden. Die Wasseraufnahme oder -Abgabe, die das passive Wachstum bestimmt, ist sich verhältnismäßig gleich geblieben, wir konnten normale Plutei erwarten.

Und doch ist ein großer Unterschied vorhanden, wie lange bekannt. Die Wärmekultur hatte das Plutenusstadium in einer unverhältnismäßig kürzeren Zeit erreicht als die Kältekultur. Die tierische

Entwicklung hatte dieselbe Beschleunigung bei erhöhter Temperatur erfahren wie chemische Prozesse unter gleichen Umständen erleiden. Die beschleunigte Reaktionsgeschwindigkeit, deren innere Ursache nicht bekannt, hat aber für den entstehenden Organismus unseres Systems wichtige Folgen gehabt. Sie sind uns im Laufe dieser Betrachtung entgegengetreten als langsames Teilungsvermögen der Kältetiere, die großzellig, großkernig und chromatinreich sind im Gegensatz zu dem beschleunigten Teilungsvermögen der kleinzelligen, kleinkernigen und chromatinarmen Wärmelarven.

Es muß also die Frage formuliert werden, wie kommt es, daß der Chemismus der Zelle sich in den Wärmekulturen schneller abspielt, Folgeerscheinungen entstehen inbezug auf die Zellbeschaffenheit und doch das Endprodukt, der Pluteus, sich normal ausgestaltet?

Es gehen in dem sich entwickelnden Seeigelei zwei unterscheidbare Vorgangsreihen vor sich. Sie teilen sich in solche sekundärer Natur, die sichtbar als Gastrulation, Pluteusbildung vor sich gehen, und solche primärer Natur, die an die Aufbauelemente der Zelle geknüpft sind. Diese Prozesse, die eben die Lebenstätigkeit des Protoplasmas bedingen, sind chemischer Natur und dem Gesetz der Reaktionsgeschwindigkeit unterworfen. (Höber, S. 350, 1902.) Sie müssen sich auf die veränderte Temperatur einstellen und in dem sich entwickelnden Organismus einen der veränderten Temperatur angepaßten osmotischen Druck herstellen. Die hier durch die mehr oder minder rasche Zertrümmerung der komplexen Moleküle des im Ei aufgestapelten Nährmaterials gewonnene Erhöhung des osmotischen Drucks (Höber, S. 332, 1902) führt zu dem ungeheuren Wassereinstrom, der die von mir als sekundär bezeichneten Vorgänge begleitet. Leider liegt hier nur eine exakte Untersuchung von Maquenne an Pflanzen vor (97); für die tierische Entwicklung sind die Fragen noch nicht beantwortet. Ich glaube aber den Schluß auch auf sie ausdehnen zu können, da die Volumenänderungen des Keims im Entwicklungsverlauf nur durch Wasseraufnahme erklärt werden können.

Ist die Annahme Maquennes richtig, trägt die Zertrümmerung der komplexen Moleküle, deren Spaltungsprodukte den osmotischen Druck in die Höhe treiben, zu dem bei Embryonen auffallend häufigen passiven Wachstum bei, so ist hier eine kausale Bedingung zwischen beiden Vorgangsreihen gefunden.

Es ist also begreiflich, warum die Gastrulation früher bei den Wärmetieren erfolgt. Die chemischen Prozesse, deren äußerer Merk-

stein mir die im Organismus gebildete Chromatinmenge ist, der eine bestimmte Plasmakonstitution entspricht, verlaufen schneller, die zur Gastrulation notwendigen Druckdifferenzen können schneller erreicht werden. (Rhumbler, 1902.)

Doch die Eizelle von *Strongylocentrotus lividus* ist von mir nur einseitig bis jetzt beachtet worden. »Soweit die Prozesse im System von reagierenden Lösungen abhängen, kommen einerseits die chemischen Affinitäten, andrerseits die Mengenverhältnisse in Betracht,« sagt Jensen (1907). Ich habe das Hauptgewicht meiner Betrachtung auf die Massenverhältnisse der morphologischen Zellkomponenten gelegt, es sind dies ja keine chemischen Einheiten, aber sie gaben doch bei der Besprechung ihrer Mengenbezeichnungen Erklärungsmöglichkeiten.

Der zweite in Erwägung zu ziehende Faktor, um cytologisches Geschehen zu erklären, ist das mögliche Bestehen einer chemischen Affinität. Die Stimmen in der physiologischen Literatur mehren sich, die die uneingeschränkte Anwendbarkeit der Theorie der Lösungen auf lebendes Gewebe bestreiten. (Friedental, 1900, Overton, 1902.) Beide schreiben, wie Jensen, dem Protoplasma besondere Affinität zu besonderen Stoffen zu. Der Ausgleich führt zu Imbibition und osmotischen Druckdifferenzen. Stellt man sich auf diesen Standpunkt, so läßt sich die Großkernigkeit der Kältetiere erklären. Nimmt man an, daß in der Kälte die Affinität des Protoplasmas für Sauerstoff besonders stark ist, so scheint folgende Erklärung einige Wahrscheinlichkeit zu haben. Berechtigt ist die vorangehende Annahme dadurch, daß Gase in der Kälte von allen Stoffen schwerer abgegeben werden. Exakt nachgewiesen ist dies nur bei protoplasmatischen Substanzen für die Ganglienzellen der Kaltblütler. (Baeyer, 1902.)

Ist nun die Annahme erlaubt, daß in der Kälte die Abgabe von Gasen langsamer vor sich geht als in der Wärme, so ist die langsamere Teilfähigkeit der Kältetiere erklärt. Die Oxydationsvorgänge, die in dem sich teilenden Ei vor sich gehen (Loeb, 1905) spielen sich langsamer ab, es kann also der Kältekern sich in diesem Zeitraum mit mehr Flüssigkeit aus dem Protoplasma imbibieren. Der entgegengesetzte Fall gilt für den Wärmekern.

Werden also bei der Erklärung von physiologischen Vorgängen die Mengenbeziehungen, wenn auch zusammengesetzter Einheiten bemerkt und den Tatsachen experimentell nachgewiesener Affinitäten des Protoplasmas zu besonderen Stoffen Rechnung getragen, so werden

sich manche Erscheinungen des Zellebens unserem Verständnis näherbringen lassen.

R. Hertwig (1908) spricht eine Reihe neuer Gedanken aus, die sich aus Mengenbeziehungen von Plasma, Kern und Chromatin ergeben. In dieser Arbeit ist gezeigt, daß die Chromosomenplasmarelation als Wegweiser dient, der eine Reihe von Vorgängen des Zelllebens erklären kann.

Zu diesen Erscheinungen gehören die Reifungsteilungen, die Bildung der Riesenzellen, die ungleiche Zellteilung, die schnell aufeinanderfolgenden Teilungen des Eis, zwischen denen keine Wachstumsperiode liegt, die Verlangsamung in der Aufeinanderfolge der Zellteilungen des Eis.

Hier habe ich nur einige Fragen erwähnt, auf welche die Chromosomenplasmarelation versucht, Antwort zu geben. Sie wird sich wahrscheinlich noch in Zukunft als wichtiges Erklärungsprinzip für weitere der Deutung schwer zugängliche Tatsachen des Zellebens erweisen. Denn sie ist, abgesehen von den unsicheren Veränderungen, die die einzelnen Zellbestandteile während des Zellebens in ihren Farbreaktionen erleiden, der einzige Faktor, der uns über die Veränderungen der Mengenbeziehungen von Kernmasse, Plasmamasse und Chromatinmasse Auskunft gibt.

Diese Veränderungen sind aber für uns die augenblicklich einzig erkennbaren Zeichen der Stoffwechselvorgänge der Zelle. Solange werden sie dies bleiben, bis die Zellchemie und die Phasenlehre sich weiterentwickelt haben.

Doch muß die Chromosomenplasmarelation stets nur als sichtbarer Ausdruck für uns augenblicklich unbekannte chemische Beziehungen aufgefaßt werden. Solange die Phasenlehre, deren Anhänger und Fortführer Roozeboom Bakhuis, (1901), gesteht, daß sie selbst noch in den Anfängen, daß erst das Gebiet der anorganischen Verbindungen durch sie verständlicher wird, solange muß sich der Zellforscher bescheiden und warten, bis die Phasenzahl seines im heterogenen Gleichgewichte befindlichen Systems, der Zelle, bekannt. Chromosomen werden dann wohl viel von den geheimnisvollen Eigenschaften, die ihnen zugeschrieben sind, verlieren und nur als Zustandserscheinungen einer Phase angesehen werden, was sie nach meiner Meinung auch sind.

Literatur.

AMELANG, E. (93), Beziehungen zwischen dem Volumen der Zellen und dem Volumen der Pflanzenorgane. Dissert. Würzburg 1893.
BAEYER, R. v. (02), Zur Kenntnis des Stoffwechsels in nervösen Centren. PFLÜGERS Archiv f. d. ges. Physiologie. 1902.
BOVERI, TH. (03), Über die Konstitution der chromatischen Substanz. Verhandl. der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. 1903.
—— (05), Zellstudien V. Jena.
DRIESCH, H. (92), Entwicklungsmechanische Studien V. Zeitschrift f. w. Zool. Bd. 55.
—— (98), Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. Archiv f. Entw. Mech. Bd. VI.
—— (00), Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeims. Archiv f. Entw. Mech. Bd. XIX.
—— (99) (01), Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere. Ergebnisse der Anat. u. Entw. Bd. 9. Bd. 11.
—— Ibidem. Bd. 14. 1904.
ERLANGER, R. v. (96), Die neuesten Ansichten über die Zellteilung. Biologisches Centralblatt. Bd. 18.
FICK, R. (05), Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1905. Suppl. Band.
FISCHER, A. (99), Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas.
FLEMMING. (82), Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung.
GERASSIMOFF. (00), Über die Lage und die Funktion des Zellkerns. Institut des Botanischen Gartens der Universität Moskau.
—— (01), Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zellen. Bull. Soc imp. Naturalistes Moskau.
—— (02), Die Abhängigkeit der Größen der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschrift f. allg. Physiologie. 1. Bd. 3. Heft. 1902.
—— (04), Über die Größe des Zellkerns. Beihefte zum Botanischen Centralblatt. Bd. 18. Abt. 1.
—— (04), Zur Physiologie der Zelle. Bull. Soc. imp. Nat. 1904.
GODLEWSKY. (02), Untersuchungen über Bastardierungen der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Archiv f. Entw. Mech. Bd. 42.
GURWITSCH, A. (04), Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904.
HAMBURGER. (04), Osmotischer Druck u. Jonentheorie, Bd. 1. 2. 3.
HERBST, C. (92), Experimentelle Untersuchung usw. auf die Entwicklung der Tiere. I. Z. f. w. Zoologie. Bd. 54.
—— (06), 07), Vererbungsstudien IV, V. Archiv f. Entw. Mech. Bd. 22. 23.
HERTWIG, O. (98), Über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung von Rana fusca und esculenta. Archiv f. mikr. Anatomie u. Entw. Bd. 31.
—— (06), Die Zelle und die Gewebe.
HERTWIG, R. (96), Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschrift für GEGENBAUER.
—— (02), Die Protozoen- und die Zelltheorie. Archiv f. Protistenkunde. Bd. 1.
—— (03), Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die sexuellle Differenzierung. Biol. Centralbl. Bd. 25.
—— (08), Über neue Probleme der Zellenlehre. Archiv für Zellforschung. Bd. I.

HOEBER, R. (02), Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1902.
JANSSENS, F. A. (05). Evolution des auxocytes mâles du Batrachoseps attenuatus. La Cellule. Tome XVI.
JENSEN. (07). Organische Zweckmäßigkeit und Vererbung.
KOSSEL, A. (91). Über die chemische Zusammensetzung der Zelle. Archiv für Physiologie und Anatomie. 1891.
—— (93), Über die Nucleinsäure. (Ibidem.)
KOSTANECKI u. WIERZEJSKY, (98), Über das Verhalten der sogenannten achromatischen Substanzen. Archiv für mikr. Anat. u. Entw. Bd. 47.
LOEB, J. (06). Studies in General Physiology. Bd. I. II. Chicago 1906.
MARCUS, H. (06), Über die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigeleiern. Archiv f. Entw. Bd. 22.
MEVES, F. (99), Referat über Zellteilung. Ergebnisse von MERKEL und BONNET. 98. 99.
MORGAN, T. H. (01), The Proportional Development of Partial Embryos. Archiv für Entw. Bd. 16.
—— (03), The Gastrulation of Partial Embryos of Sphaerechinus. Arch. f. Entw. Mech. Bd. 16.
—— (04), The Relation betw. normal and abn. Develop. as determined by some abnormal forms of development. Archiv f. Entw. Bd. 18.
PETER, K. (06), Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temperatur. Archiv f. Entw. Mech. Bd. XX.
POPOFF, M. (08), Experimentelle cytologische Studien. Arch. f. Zellforschung. V. I.
—— (07), Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Archiv f. Protistenkunde. 07. Suppl. I.
PROWAZEK, S. v. (07), Die Sexualität bei den Protozoen. Archiv für Protistenkunde. Bd. 9. Heft 1. 1907.
REINKE. (99), Über den osmotischen Druck in den Zellen der wachsenden Blutcapillaren der Salamanderlarve. Verh. der naturforschenden Freunde zu Rostock. 1899.
RHUMBLER. (02). Die Doppelschalen von Orbitolites. Archiv f. Protistenk. I.
—— (02). Der Aggregatzustand und physik. Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. I. 1902.
ROOZEBOOM-BAKHUIS. (01), Die heterogenen Gleichgewichte vom Standpunkte der Phasenlehre. Braunschweig 1901. Bd. I. II.
SCHMIDT, H. (04), Zur Kenntnis der Larvenentwicklung von Echinus microtuberculatus. Verh. der Phys. med. Gesellschaft. Würzburg N. F. Bd. 56.
TEICHMANN, E. (06), Über die Beziehung zwischen Astrosphären und Furchung. Archiv f. Entw. Mech. Bd. XVI.
WILSON, E. G. (01), Experimental Studies in Cytology I. Archiv f. Entw. Mech. Bd. XII.

La Spermiogénèse chez le rat,
(Mus decumanus Pall., variété albinos),

par

J. Duesberg,
assistant à l'Institut d'Anatomie de l'Université de Liège.

(Avec planche VIII.)

Introduction.

Le rat est loin de constituer un objet favorable pour l'étude de la spermiogénèse. Les centrioles sont en effet chez cette espèce d'une petitesse excessive et leur évolution est par conséquent difficile à suivre; la coiffe céphalique et l'acrosome sont très peu développés; enfin le mode de formation de la manchette caudale est ici beaucoup moins net que chez le cobaye par exemple. Si je me suis néanmoins décidé à entreprendre cette étude, c'était d'abord dans le but de poursuivre l'évolution d'un élément de la spermatide, le corps chromatoïde, qui est particulièrement bien développé chez le rat; ensuite et surtout parce que j'avais à ma disposition un matériel de tout premier choix (v. plus bas), grâce auquel je pouvais espérer faire des observations complètes. Une telle étude n'est d'ailleurs pas sans intérêt, car depuis le remarquable travail de Meves sur le cobaye (99), la spermiogénèse des mammifères n'a été étudiée que par trois auteurs: Schoenfeld (00), v. Mollé (06) et Benda (06, 1), dont les observations contredisent celles de Meves sur plusieurs points. Nous verrons que mes propres observations, comme celles de Niessing (00, 02) concordent entièrement avec celles de ce dernier auteur.

Matériel et Technique.

L'étude de l'évolution des spermatides a été faite aussi bien sur des frottis de testicule et de spermatozoïdes pris dans l'épidi-

dyme, que sur des coupes de la glande génitale et de son conduit excréteur. Dans le premier cas, j'ai fait une partie de mes observations sur le vivant, dans le liquide physiologique. Les spermatozoïdes adultes ont également été étudiés après avoir été soumis à la dessiccation ou fixés par l'acide osmique à 2%, parfois avec coloration ultérieure par le carmin aluné ou l'hématoxyline ferrique. J'ai fait aussi non sans succès quelques essais de macération suivant les procédés indiqués par JENSEN (87) et BALLOWITZ (03).

Les testicules ont été préparés de la façon que j'ai indiquée dans un travail antérieur, et fixés aux liquides de FLEMMING, de HERMANN, de BENDA et au sublimé acétique. Comme colorants, j'ai employé la safranine et surtout l'hématoxyline ferrique, laquelle m'a donné les meilleurs résultats après les fixateurs osmiques. De petits fragments de testicule et d'épididyme ont aussi été traités par la méthode au chlorure d'or de RANVIER (jus de citron, chlorure d'or à 1%, eau acidulée): cette méthode m'a permis de retrouver le filament spiral du spermatozoïde adulte avec la plus grande netteté.

Mais encore une fois le matériel qui m'a rendu les plus grands services est celui que j'ai déjà employé pour l'étude des divisions des spermatocytes (DUESBERG, 08) et que Monsieur le Professeur MEVES a bien voulu laisser à ma disposition. Je remplis une agréable obligation en lui exprimant de nouveau toute ma reconnaissance!

Parmi ces préparations se trouvaient non seulement celles au liquide de FLEMMING et à l'hématoxyline ferrique dont je me suis servi de préférence pour mon premier travail, mais encore une excellente série de préparations au sublimé, colorées par le rouge bordeaux et l'hématoxyline ferrique. Les premières, très bonnes d'ailleurs sous tous les rapports, conviennent particulièrement bien pour l'étude des modifications de l'idiozome pendant la première période de la spermiogénèse. Dans les secondes, où l'on observe une assez forte rétraction des cellules, l'étude de ces modifications n'est pas possible, mais on est frappé par l'extrême netteté de la coloration des centrioles. Quelques-unes de mes figures (6bis, 7bis, 8bis et 9bis) ont été exécutées d'après ces préparations; toutes les autres (sauf encore la fig. 31) d'après la série au liquide de FLEMMING.

Avant d'entreprendre l'exposé de mes résultats, je tiens à adresser tous mes remerciements à Monsieur le Professeur SWAEN qui a bien voulu suivre de près mes observations et m'apporter son concours dans le travail ingrat de la rédaction de ces notes.

Divisions de la spermiogénèse.

La spermiogénèse a été divisée par MEVES (99) en 3 périodes. La première s'étend jusqu'à l'apparition de la manchette caudale; la seconde comprend l'évolution de la spermatide depuis ce moment jusqu'à la disparition de la manchette; la troisième enfin va depuis cette disparition jusqu'à l'expulsion des spermatozoïdes dans la cavité du tube séminifère. On peut de plus distinguer une quatrième période, dite de maturation des spermatozoïdes; pendant cette période les spermatozoïdes subissent encore des modifications, qui dans certains cas, comme chez l'Ascaris par exemple (VAN BENEDEN et JULIN, 84) ne se produisent que dans l'utérus de la femelle; ces modifications sont chez le rat très peu importantes.

Comme le fait justement remarquer MEVES, les modifications de la manchette caudale ne suffisent peut-être pas pour justifier cette subdivision de la spermiogénèse, mais elles coïncident avec d'autres phénomènes très importants qui pourront servir de base à une subdivision dans les cas où la manchette est peu développée. D'une façon générale, la manchette apparaît au moment où le centriole proximal arrive en contact immédiat avec le noyau; sa disparition précède de peu la migration de l'anneau dérivant du centriole distal le long du filament caudal. Bien qu'il y ait chez le rat une légère exception en ce qui concerne la disposition des centrioles pendant la première période (v. plus loin), il y a pourtant concordance suffisante avec ce qui se passe chez le cobaye et vraisemblablement tous les mammifères, pour que nous adoptions pour notre objet la classification de MEVES, classification dont la valeur me paraît absolument générale.

Première Période:

Depuis la fin de la seconde division de maturation jusqu'à l'apparition de la manchette caudale (figures 1 à 8).

La jeune spermatide est une petite cellule comprenant sept éléments. Le corps protoplasmique est de forme polyédrique. Le noyau à l'issue de la seconde division est petit, sphérique, avec un reticulum chromatique serré et une membrane nucléaire très nette. L'idiozome réapparaît dans la spermatide de même que le corps chromatoïde: tous deux reprennent l'aspect qu'ils avaient dans les spermatocytes de second ordre. Les centrioles sont au

nombre de deux. Des mitochondries[1]) sont disséminées dans le cytoplasme. Enfin, les produits de la seconde division de maturation sont réunis par un spindelrest-körper dont la direction oblique témoigne encore des mouvements télokinétiques du noyau. Nous avons à suivre l'évolution de tous ces éléments au cours des modifications de la spermatide, sauf celle du reste du fuseau, qui ne tarde pas à disparaître.

Dès le début de la première période (fig. 1), il est possible de reconnaître à la spermatide deux pôles, déterminés par la position des centrioles. Nous appelerons l'un de ces pôles le pôle distal, postérieur, ou centriolaire; il est occupé par les deux centrioles qui indiquent dès maintenant l'endroit où se développera la queue du spermatozoïde. Au début de la spermiogénèse, l'idiozome et le corps chromatoïde sont généralement placés au voisinage des centrioles[2]). Le pôle opposé est le pôle antérieur, proximal ou anticentriolaire, correspondant à la tête du futur spermatozoïde.

Corps protoplasmique. La spermatide est, comme je l'ai déjà dit, un élément assez régulièrement polyédrique. Elle s'accroît notablement pendant toute la première période de la spermiogénèse sans d'abord changer de forme. Vers la fin de cette période, le corps protoplasmique commence à s'allonger légèrement vers la lumière du tube séminifère.

Noyau. Le noyau d'abord très petit, augmente rapidement de volume. Par suite de cet accroissement, le reticulum chromatique, d'abord très serré devient beaucoup plus lâche: sur une charpente délicate de linine sont répandues de fines granulations chromatiques, s'accumulant souvent aux nœuds du réseau. Cette disposition rappelle fortement celle que l'on observe dans le noyau des spermatocytes de second ordre: elle n'est naturellement reconnaissable que dans la zone moyenne (v. mon travail sur les divisions des spermatocytes du rat) des préparations au liquide de Flemming, à laquelle est empruntée la figure 1. Dans la couche périphérique (v. la plupart des autres figures) la structure nucléaire est masquée par un précipité dû à l'action de l'acide osmique. Le noyau de la spermatide a une membrane assez épaisse et fortement colorée.

---

[1]) La connaissance exacte que j'ai maintenant du processus de la spermiogénèse me permet de préciser certains points relatifs à l'évolution des mitochondries: c'est pourquoi je me permettrai d'y revenir brièvement dans ce travail.

[2]) Ce n'est pas le cas dans la cellule représentée figure 1.

La forme du noyau est d'abord celle d'une sphère (fig. 1 à 4). Lorsque l'idiozome a gagné le pôle antérieur de la spermatide et s'est appliqué contre la membrane nucléaire (v. plus loin), le noyau s'aplatit légèrement à ce niveau (fig. 5). Un peu plus tard, son pôle postérieur s'allonge légèrement vers les deux centrioles placés immédiatement sous la membrane cellulaire: le noyau prend ainsi la forme d'une poire à grosse extrémité légèrement tronquée (fig. 7). Le prolongement nucléaire s'étend jusqu'au voisinage du centriole proximal: celui-ci une fois atteint, le noyau rétracte son prolongement et émigre lentement vers le pôle antérieur de la spermatide en entraînant avec lui tout l'appareil centriolaire. A la fin de la première période de la spermiogénèse nous le trouvons au centre de la spermatide: son extrémité postérieure est encore légèrement effilée (fig. 8).

A ce stade, la membrane nucléaire paraît épaissie dans sa moitié antérieure: nous allons comprendre la valeur de cet épaississement en étudiant les modifications de l'Idiozome. Cet élément réapparaît bientôt dans les jeunes spermatides et atteint rapidement son volume définitif. Son aspect varie avec les réactifs employés: dans les préparations au liquide de Flemming il paraît homogène (fig. 1); dans les préparations au sublimé on peut lui distinguer une couche corticale plus colorée et formée de granulations juxtaposées, et une couche médullaire plus pâle.

Bientôt, la structure de l'idiozome se modifie et ces modifications sont particulièrement bien visibles dans les préparations aux liquides osmiques. L'idiozome semble se vacuoliser: il y apparaît un certain nombre de petits globules clairs, jusque quatre et davantage, qui ne sont en réalité pas des vacuoles, mais une différenciation de la substance de l'idiozome, comme la suite va le montrer. Chacune de ces petites sphères hyalines renferme une minuscule granulation fortement colorable (fig. 2 et 3). Dans la suite, tous ces éléments confluent et se confondent en un seul: l'idiozome ne renferme donc plus qu'une sphère volumineuse, contenant elle-même un seul gros grain (fig. 4).

Pendant ces modifications l'idiozome, qui au début de la spermiogénèse, occupe généralement le pôle postérieur de la spermatide, chemine lentement vers le pôle antérieur. Au stade que nous venons de décrire, il occupe constamment ce pôle et s'applique contre la membrane nucléaire qu'il déprime légèrement (fig. 5). En même temps, la sphère hyaline a gagné la périphérie de l'idiozome

et entre par conséquent en contact immédiat avec le noyau. Elle s'aplatit contre celui-ci et le coiffe d'une calotte qui, vue en coupe, a la forme d'un croissant. Le gros grain contenu dans le croissant, s'incruste dans la membrane nucléaire (fig. 6).

Ces deux éléments interviennent seuls dans la constitution du perforatorium. La calotte s'étend progressivement jusqu'à envelopper près de la moitié du noyau: c'est le capuchon céphalique, la Kopfkappe, qui devient en même temps tellement mince, qu'on ne peut plus la distinguer de la membrane nucléaire. Celle-ci, doublée du capuchon céphalique, paraît épaissie dans toute la moitié antérieure du noyau et tout particulièrement au pôle antérieur, par suite de la présence du grain, de l'acrosome (Lenhossek), que nous avons vu s'y appliquer tout à l'heure en s'aplatissant. L'existence de la calotte idiozomale est encore reconnaissable à ce stade par l'opacité plus grande du noyau dans sa moitié antérieure (fig. 8). Le bord supérieur de cette calotte est également très net. On observe un léger épaississement au point de contact de ce bord avec la membrane nucléaire, mais il n'y a là qu'une apparence, due à la vue en projection du bord de la calotte.

Le reste de l'idiozome, qui reprend son aspect typique suivant le réactif employé (cf. fig. VII, VIII, IX, X et suiv.: liq. de Flemming; VIII bis et IX bis: sublimé:) glisse d'avant en arrière sur la membrane nucléaire et gagne peu à peu le pôle distal de la spermatide. Nous l'y retrouverons, séparé du noyau, au début de la seconde période.

Le corps chromatoïde présente dans la spermatide le même aspect que dans les spermatocytes de second ordre: c'est un corps irrégulier, lobulé et excessivement chromophile. Sa situation dans la spermatide est au début variable: à la fin de la première période le corps chromatoïde vient se placer constamment au voisinage des centrioles et sa présence rend l'observation de ceux-ci particulièrement difficile.

Centrioles. Nous avons laissé la spermatide, à la fin de la seconde division de maturation, pourvue de deux centrioles. Ces deux centrioles sont placés immédiatement sous la periphérie de la cellule et suivant une ligne qui est perpendiculaire à celle-ci (fig. 1). Cette situation ne se modifie que lorsque l'idiozome a atteint le pôle antérieur du noyau, mais contrairement à ce qui se passe chez le cobaye, ce ne sont pas les centrioles qui gagnent le noyau, mais le noyau qui va chercher les centrioles par l'intermédiaire du pro-

longement nucléaire décrit plus haut (fig. 7). Il en résulte, que chez le rat les centrioles arrivent au voisinage du noyau avant la fin de la première période de la spermiogénèse.

A ce stade, le centriole proximal s'est allongé dans une direction perpendiculaire à celle du filament caudal et a maintenant la forme d'un bâtonnet, forme qui n'est naturellement reconnaissable que si la coupe passe par le grand axe du bâtonnet (fig. VII bis, VIII et VIII bis). Du centriole distal, part dès le début de la spermiogénèse (fig. II) un mince filament, première ébauche de la queue du spermatozoïde: ce filament présente une portion intracellulaire naturellement très courte tant que les centrioles sont placés à la périphérie de la cellule, et une portion extracellulaire plus longue. La portion intracellulaire du filament caudal s'allonge notablement quand les centrioles sont entraînés par le noyau à l'intérieur de la spermatide.

Chondriome. A la suite des divisions de maturation, chaque spermatide a hérité d'une certaine quantité de mitochondries irrégulièrement disséminées dans le protoplasme.

Deuxième Période:

Depuis l'apparition jusqu'à la disparition de la manchette caudale (figures 9 à 20).

Meves chez le cobaye considère cette seconde période comme n'allant que jusqu'au début de la disparition de la manchette. Cette distinction dans le processus de disparition de cet élément ne peut se faire chez le rat, où la manchette disparaît très rapidement et sans laisser de résidus comme chez le cobaye. De même, la subdivision de cette période que Meves base sur l'aspect morphologique de la manchette, est inapplicable à notre objet, dans lequel, comme nous allons le voir, la manchette apparaît immédiatement comme une membrane continue.

Dès le début de cette période, le noyau de la spermatide prend la forme de crochet caractéristique de la tête du spermatozoïde adulte. Nous pouvons donc lui distinguer maintenant non seulement une extrémité antérieure et une extrémité postérieure, mais encore une face concave que nous appelerons ventrale, une face convexe ou dorsale et deux faces latérales.

Corps protoplasmique. Au début de cette période le corps protoplasmique entoure encore complètement le noyau (fig. 9). Celui-

ci ne tarde pas à prendre une position excentrique et à faire saillie hors de la spermatide (fig. 10 et suiv.). La limite de la gaine protoplasmique se marque très nettement sur le noyau et tout au début de la seconde période le partage en deux parties sensiblement égales (fig. 10).

Immédiatement après, le noyau se recourbe: on constate alors aussi bien sur les vues de face (fig. 11) que sur les vues de profil, mais plus facilement sur celles-ci (fig. 12 et suiv.), que la gaine protoplasmique s'étend beaucoup plus en avant du côté ventral que du côté dorsal. De ce côté, le protoplasme s'insère exactement au bord tout à fait postérieur du noyau; du côté ventral au contraire, la gaine protoplasmique arrive à peu de distance de l'extrémité antérieure de la tête, exactement à l'endroit où celle-ci commence à se recourber (fig. 12). La ligne d'insertion latérale, très nette, court obliquement entre ces deux points en décrivant une légère courbe ouverte du côté ventral.

En même temps, le corps protoplasmique s'allonge et à la fin de la seconde période atteint plus de deux fois la longueur qu'il avait au début de celle-ci. L'examen comparé de cellules vues de face et de profil montre qu'il forme au filament caudal une gaine aplatie latéralement, comme la tête du spermatozoïde. Cette gaine se termine à son extrémité postérieure par un renflement en forme de massue.

Tandis que l'insertion dorsale de la gaine protoplasmique sur la tête du spermatozoïde ne varie pas, l'insertion ventrale remonte lentement vers l'extrémité postérieure de la tête, et la ligne d'insertion latérale devient par conséquent moins oblique. Vers la fin de la seconde période apparaît une formation bizarre, qui atteint son développement maximum au début de la troisième: le bord antérieur de la gaine protoplasmique, qui n'est plus maintenant qu'à une très courte distance de l'extrémité postérieure de la tête, s'épaissit fortement du côté ventral et forme une sorte de demi-anneau ou de fer à cheval dans lequel s'emboîte la tête: c'est ce que montrent clairement la figure 20 et mieux encore le stade représenté figure 22, lequel appartient déjà à la troisième période. Une vue de face a été représentée figure 21: on constate parfois (mais ce n'est pas le cas dans cette figure) que les branches du fer à cheval sont plus épaisses que la partie moyenne qui les réunit.

Dans le corps protoplasmique on observe aux stades correspondant aux figures 11 à 13 de nombreuses granulations se colorant

en noir par l'hematoxyline ferrique et parmi celles-ci, j'en ai souvent vu deux plus nettes et accouplées de façon à former un diplosome (fig. 11): j'ignore absolument si cette disposition est due au hasard et quelle peut-être sa signification. A la fin de la seconde période le protoplasme présente déjà des traces de dégénérescence graisseuse (fig. 18, 19 et 20).

Enfin, ce qui caractérise cette période, c'est l'apparition dans le cytoplasme de la manchette caudale. Il ne m'a pas été possible d'observer chez le rat sa formation aux dépens de filaments, comme Meves l'a vu chez le cobaye. La manchette caudale se développe ici très rapidement; elle est incontestablement une différenciation cytoplasmique, contrairement à une ancienne opinion récemment reprise par Schoenfeld et v. Mollé, qui la font dériver du noyau.

Au début, la manchette est toujours plus nette d'un côté du filament caudal, c'est à dire qu'une moitié paraît se former plus rapidement que l'autre (fig. 9). Ce stade est de courte durée: déjà la figure suivante (fig. 10) nous la montre entourant complètement le filament caudal. Comme le noyau est à ce stade encore régulièrement ovoïde, la manchette caudale présente au début la forme d'un cylindre ou mieux d'un tronc de cône, car son extrémité postérieure est nettement plus étroite que l'extrémité antérieure qui coiffe le noyau.

Dans la suite, la manchette s'aplatit comme la tête du spermatozoïde. Des vues de profil montrent de plus que son insertion sur celle-ci correspond à l'insertion de la gaine protoplasmique: du côté ventral la manchette descend d'abord jusqu'au crochet et remonte ensuite avec le protoplasme; du côté dorsal la manchette s'insère au bord postérieur de la tête (figs. 12 à 20). Ce pourtour dorsal, toujours plus épais que le pourtour ventral, subit dans la suite un léger mouvement de bascule du côté ventral, en rapport avec certaines modifications de l'extrémité postérieure de la tête, mouvement qui a pour résultat de retrécir encore l'orifice postérieur de la manchette.

A la fin de la seconde période, la manchette s'allonge fortement en s'étirant, jusqu'à la moitié du filament caudal et même plus loin (figs. 19 et 20). Elle devient en même temps de moins en moins nette et disparaît sans laisser de traces.

Noyau. Le noyau subit pendant cette période des modifications tout à fait caractéristiques. Il ne tarde pas à s'aplatir, de telle

sorte qu'examiné de face, il nous apparaît comme un ovoïde de plus en plus allongé dans le sens antéro-postérieur, en même temps que son petit axe diminue (figs. 11 et 18 bis). De profil, on constate qu'à l'extrémité antérieure la partie qui fait saillie hors de la gaine protoplasmique se recourbe du côté ventral: à ce stade (fig. 12) le noyau présente assez bien la forme d'un sabot.

Dans la suite, la tête du spermatozoïde s'allonge et comme la gaine protoplasmique remonte en même temps du côté ventral vers son extrémité postérieure, il en résulte qu'une partie de plus en plus grande de la tête fait saillie hors du corps protoplasmique. En même temps la tête s'effile: elle s'aplatit non seulement latéralement, mais encore dans le sens dorso-ventral (figs. 14 à 18). Au stade représenté figure 18, c.-à-d. un peu avant que la manchette caudale ne commence à disparaître, le noyau de la spermatide a atteint son maximum de longueur; il constitue alors un énorme crochet dont le rayon de courbure est beaucoup plus grand que celui de la tête du spermatozoïde adulte. A partir de ce moment, il se raccourcit légèrement, et devient moins effilé.

L'extrémité postérieure subit pendant ce temps des modifications intéressantes. Elle est au début régulièrement convexe, mais elle se déprime bientôt du côté ventral, et il se forme ainsi, au point correspondant à l'insertion du centriole proximal en forme de bâtonnet, une petite facette plane (fig. 12 et suiv.): la dépression produite par l'apparition de cette facette, accentue la convexité de l'extrémité postérieure de la tête dans le restant de son étendue. Cette partie dorsale se subdivise elle-même en deux facettes d'obliquité inverse, formant entre elles un angle à peu près droit et réunies d'abord par une surface courbe (figs. 12 à 14), puis par une arête (figs. 15 et 16), puis de nouveau par une surface courbe (fig. 17 et suiv.).

L'extrémité postérieure de la tête se décompose par conséquent en trois facettes: une ventrale et antérieure perpendiculaire à la direction du filament caudal et donnant insertion au centriole proximal; une facette moyenne, formant avec la précédente un angle obtus de 130° environ; enfin une facette dorsale répondant dans presque toute son étendue au pourtour postérieur de la manchette.

Sur les faces latérales de la tête, nous retrouvons la ligne oblique d'insertion de la gaine protoplasmique, déjà décrite. Quant à la structure du noyau, elle change pendant cette période: au début la chromatine est répartie en fines granulations, formant un

réseau assez lâche et présentant une tendance à s'accumuler sous la membrane nucléaire (figs. 8 et 9). Celle-ci est très nette: l'épaississement de la moitié antérieure mentionné plus haut, n'existe plus (v. plus bas: idiozome). Dans la suite la substance nucléaire se condense et toute structure disparaît: la tête du spermatozoïde est complètement homogène (fig. 15). Un peu plus tard (fig. 17) son extrémité antérieure présente une colorabilité beaucoup plus grande. Cette zone plus colorable s'étend progressivement et finit par gagner tout le noyau: en même temps la colorabilité s'atténue légèrement (fig. 18, 18 bis, 19 et suiv.).

Idiozome. Nous avons vu qu'à la fin de la première période le capuchon céphalique s'applique étroitement contre la membrane nucléaire et l'épaissit. Un bord net marque la limite postérieure du capuchon (fig. 9).

Très rapidement, l'épaississement de la membrane nucléaire disparaît et le capuchon cesse d'être reconnaissable, tout au moins dans les parties périphériques des préparations. L'étude des phénomènes ultérieurs de la spermiogénèse montre (v. plus loin) que cette disparition apparente est due à ce que le capuchon céphalique s'unit de plus en plus intimement à la membrane nucléaire et s'amincit progressivement: il finit ainsi par s'étendre à peu près jusqu'à l'extrémité postérieure de la tête.

Dans les parties profondes et moins bien fixées des préparations il se produit une rétraction inégale de la coiffe céphalique et du noyau: celui-ci, plus sensible à l'action des réactifs, se décolle de la Kopfkappe et la tête de la spermatide présente alors en avant un double contour: l'externe, régulier, qui est le bord de la coiffe céphalique, l'interne, sinueux, qui est celui du noyau.

De toute la partie de l'idiozome employé à former le perforatorium il ne reste de visible, dans les parties périphériques des préparations, c'est à dire, là où l'emboîtement de la coiffe céphalique et du noyau est exact, il ne reste de visible que l'acrosome, qui, en vue de face, apparaît comme une petite saillie légèrement lancéolée (fig. 11).

En réalité l'acrosome n'occupe pas à ce moment la pointe du crochet, mais se trouve sur la convexité de celui-ci, comme le montre clairement une vue de profil (fig. 12): l'acrosome n'a donc pas changé de place. Ce n'est que secondairement qu'il arrive à la pointe: il est alors beaucoup moins visible, car il se confond insensiblement avec les bords dorsal et ventral de la tête. Lorsque la condensation

de celle-ci augmente, l'acrosome se confond de plus en plus avec la substance nucléaire [1]).

Dans le protoplasme nous trouvons le reste de l'idiozome, qui se place de préférence dans le renflement postérieur du corps de la spermatide.

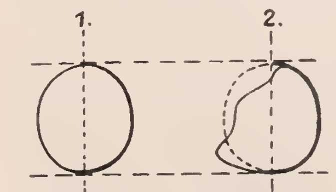
Le corps chromatoïde se trouve constamment au voisinage immédiat de l'appareil centriolaire et par conséquent dans la manchette caudale. La figure 9 nous le montre avec sa forme lobulée caractéristique. Au stade suivant, il est devenu régulièrement sphérique.

A partir de ce moment le corps chromatoïde diminue progressivement de volume, puis se fragmente en deux au trois petits corpuscules (fig. 14). Chacun de ceux-ci fond à son tour insensiblement dans le protoplasme et à la fin de la seconde période il n'en reste plus de traces (fig. 19). Il en résulte que contrairement à ce que A. et K. E. Schreiner (08) ont vu chez Myxine, le corps chromatoïde sera éliminé plus tard avec la majeure partie du protoplasme.

Centrioles. Le centriole proximal s'incruste dans la membrane nucléaire et s'aplatit en même temps légèrement: il forme par conséquent une petite plaque, beaucoup plus longue que large, fixée, comme nous l'avons vu, sur la facette ventrale de l'extrémité postérieure de la tête.

Peu après le début de la seconde période (cf. fig. 10), le centriole proximal émet un très fin prolongement, analogue à celui que Meves (99) a décrit pour la première fois chez l'homme et le cobaye et que Schoenfeld (99) et v. Mollé (06) ont retrouvé respectivement chez le taureau et l'écureuil (corps bâtonoïde de ces auteurs). Il apparaît lorsque le noyau de la spermatide est encore régulièrement ovoïde: on constate aux stades suivants (fig. 13), qu'il est placé dans le plan dorso-ventral de la spermatide et du côté ventral, et n'est par conséquent visible que sur des vues de profil. Ce pro-

[1] On peut tirer de cette disposition la conclusion suivante. Le crochet ne se forme pas, au début tout au moins, par recourbement de l'extrémité antérieure de la tête, mais n'est autre chose qu'une saillie du pourtour ventral de celle-ci, compensant la dépression que nous avons vu se former du même côte ventral à l'extrémité postérieure de la tête. C'est ce que je me suis efforcé de rendre dans le schéma ci-contre.



L'acrosome et la majeure partie du bord dorsal constituent des points fixes.

longement dont la délicatesse est telle qu'il est le plus souvent difficilement reconnaissable, ne se retrouve plus à la fin de la seconde période. Il rentre probablement dans le fragment principal du centriole proximal.

Le centriole distal augmente de volume et prend la forme d'un petit cône renversé (figs. 14, 15 et 16). La base du cône s'élargit et se transforme en un petit anneau qui entoure le filament caudal (figs. 17 et 18). Elle se détache en même temps de la partie antérieure du centriole distal (fig. 19): celui-ci reprend la forme d'un petit corpuscule sphérique. Le filament caudal part de ce petit corpuscule et s'enfile dans l'anneau. A la fin de la seconde période l'appareil centriolaire est donc constitué par trois parties: le centriole proximal en forme de bâtonnet, un premier fragment du centriole distal, en forme de grain, donnant insertion au filament caudal; enfin un second fragment du centriole distal, qui a pris la forme d'un anneau entourant le filament caudal. Ces trois parties sont encore au voisinage immédiat l'une de l'autre.

Filament caudal. Il s'accroît notablement pendant cette période et s'épaissit légèrement. Sur son trajet extracellulaire, on observe une petite vésicule, analogue à celle que Meves (99) a observée chez le cobaye, où elle apparaît d'abord dans le corps protoplasmique. Chez le rat au contraire cette vésicule est d'abord située à une certaine distance du corps cellulaire (figs. 17 et 18): à la fin de la seconde période elle arrive en contact avec celui-ci.

Chondriome. Pendant cette période le nombre de mitochondries augmente et leur calibre diminue: ce qui résulte de la fragmentation des plus grosses granulations des stades précédents, et peut être aussi d'une augmentation de la quantité de substance mitochondriale. Les mitochondries sont encore pendant toute cette période irrégulièrement disséminées dans le corps cellulaire.

Troisième Période.

Depuis la disparition de la manchette caudale jusqu'à l'expulsion des spermatozoïdes dans la lumière du tube séminifère (figs. 21 à 28).

Corps protoplasmique. On observe dans le protoplasme des granulations de plus en plus nombreuses, correspondant aux »tingierbare Körner« de v. Ebner (88), fortement colorables par la safranine et qui sont representées en gris dans ma figure 26. Dès la fin de

la seconde période apparaissent de fines gouttelettes de graisse, qui augmentent de volume, confluent et forment à la fin de la troisième période de grosses masses colorées en noir par l'acide osmique (fig. 27 et 28).

Le corps protoplasmique est toujours piriforme, mais il s'est notablement allongé. Son insertion sur la tête du spermatozoïde présente les caractères que nous lui avons déjà reconnus à la fin de la seconde période: la formation en fer à cheval acquiert maintenant toute sa netteté (figs. 21: de face; et 22: de profil). Dans la suite, la gaine protoplasmique remonte de façon à s'insérer exactement sur l'extrémité postérieure du noyau: en même temps l'épaississement en fer à cheval se résout en granulations et disparaît (fig. 23 à 28).

En arrière, le corps protoplasmique s'étend jusqu'à l'extrémité postérieure de la pièce intermédiaire, c.-à-d. comme nous allons le voir, jusqu'au terme de la course de l'anneau provenant du centriole distal. Vers la fin de la troisième période le renflement protoplasmique se retire vers l'extrémité antérieure du spermatozoïde et laisse persister une mince gaine dans toute l'étendue de la pièce intermédiaire. Ce qui n'est pas employé à la formation de cette gaine s'élimine par étranglement progressif: les spermatozoïdes arrivés tout près de la lumière du tube séminifère, portent encore au voisinage de la tête une masse de protoplasme chargée de nombreuses gouttes de graisse (fig. 28), masse qui va se détacher et former un corps résiduel (figs. 29 et 30).

N o y a u. La courbure de la tête s'accentue fortement vers la fin de la troisième période (v. fig. 26 à 28) et nous verrons tout à l'heure (v. idiozome) que ce phénomène n'est pas dû à un recourbement du noyau, mais à son déboîtement de la coiffe céphalique. En même temps son extrémité antérieure s'effile; quant à l'extrémité postérieure elle ne se modifie pas.

Au début de la troisième période la tête est complètement homogène, mais sa structure devient dans la suite très complexe. Tout d'abord on constate que le bord dorsal s'épaissit fortement et un peu plus tard, que cet épaississement ne s'étend plus jusqu'à l'extrémité postérieure de la tête, mais s'arrête à une petite distance de cette extrémité. L'épaississement du bord dorsal fait alors également défaut au niveau de la pointe de la tête.

Dans les spermatozoïdes expulsés dans la lumière du tube séminifère (fig. 28) et déjà avant l'expulsion (figs. 26 et 27) la tête

s'est fortement recourbée en lame de cimeterre et apparaît constituée par trois parties. La partie antérieure est claire, comme transparente. Son bord concave porte un bâtonnet allongé qui épaissit fortement ce bord; son bord convexe ne se continue pas directement avec le bord convexe du restant de la tête, mais fait légèrement saillie sur celui-ci.

La partie moyenne, la plus fortement colorée est remarquable par l'épaississement très net du bord dorsal: elle s'enfonce comme un coin dans la partie antérieure. La partie postérieure enfin est un peu moins colorée que la précédente, mais plus fortement que la partie antérieure. La distinction entre les parties moyenne et postérieure est parfois impossible: l'épaississement du bord dorsal s'étend alors jusqu'à l'extrémité postérieure de la tête.

Comme l'étude de la coiffe céphalique va nous le montrer, ces deux parties postérieures correspondent seules au noyau de la spermatide.

Idiozome. Le capuchon céphalique pas plus que l'acrosome, ne sont reconnaissables au début de la troisième période de la spermiogénèse. On ne voit alors de l'idiozome que le résidu contenu dans le renflement du corps protoplasmique, résidu qui se dissout dans le protoplasme et est éliminé avec celui-ci.

A la fin de notre troisième période la coiffe céphalique se détache du noyau, et l'on doit considérer l'épaississement du bord dorsal de la tête ci-dessus décrit comme la première expression de ce décollement. La limite entre les parties moyenne et postérieure correspond au bord postérieur de la coiffe céphalique, la pointe transparente à la partie de la coiffe dégagée du noyau. On constate en effet, que, lorsque cette partie antérieure commence à apparaître l'épaississement du bord dorsal ne s'étend plus jusqu'à l'extrémité postérieure de la tête: il manque également, comme nous l'avons vu, dans l'étendue de la pointe. En réalité, c'est à ce moment que le déboîtement du noyau et de la coiffe céphalique commence à s'effectuer et l'épaississement du bord dorsal n'apparaît plus que là où la coiffe céphalique double encore la membrane nucléaire, c-à-d. dans la partie moyenne.

Toute la pointe de la tête du spermatozoïde est donc constitué uniquement, comme Jensen l'a le premier décrit, par la coiffe céphalique[1]), et les observations de cet auteur sur des spermatozoïdes

---

[1]) Dans la formation de cette pointe intervient évidemment aussi un allongement de la coiffe céphalique, et tout particulièrement dans les cas où l'épaississement du bord dorsal de la tête persiste jusqu'à l'extrémité postérieure de celle-ci, c.-à-d. où la coiffe enveloppe complètement le noyau.

adultes montrent que cette interprétation est bien exacte. Par macération dans la potasse à 3%, Jensen a réussi à décoller complètement le noyau de la coiffe céphalique; dans les mêmes expériences le bâtonnet occupant le bord concave de la pointe restait fixé à la coiffe. Jensen a pu montrer de plus que l'extrémité antérieure de la tête n'est pas un cylindre plein, comme le restant, mais un tube creux dans la paroi duquel se trouve incrusté le bâtonnet déjà décrit.

A la question de savoir si ce bâtonnet correspond à l'acrosome, l'étude de la spermiogénèse ne me permet pas de répondre affirmativement. La chose est pourtant probable et les expériences de Jensen, ci-dessus mentionnées, me paraissent confirmer cette manière de voir.

Centrioles. Nous avons laissé l'appareil centriolaire constitué par trois parties: une plaque incrustée dans la tête du spermatozoïde, une granulation sur laquelle s'insère le filament caudal et un anneau entourant celui-ci. Seuls, ces deux derniers éléments présentent des modifications au cours de notre troisième période.

Lorsque la manchette caudale a complètement disparu, l'anneau reste encore en place pendant un certain temps (fig. 21 et 22), puis se met à cheminer le long du filament caudal (fig. 23). Cette migration doit être assez rapide, car ces stades ne sont pas communs. Le terme de cette migration est l'extrémité postérieure de la gaine protoplasmique (fig. 24): l'anneau forme la limite postérieure de la pièce intermédiaire.

L'autre portion du centriole distal, le grain sur lequel s'insère le filament caudal, s'aplatit légèrement dans le sens dorso-ventral à la fin de la troisième période (fig. 25 et 26) puis s'étrangle et se subdivise (fig. 27 et 28).

Filament caudal. Celui-ci non seulement s'allonge, mais s'épaissit considérablement, surtout après la migration de l'anneau. Dans les derniers stades, il apparaît constitué par une substance médullaire assez claire et une gaine plus foncée s'insérant sur les deux granulations d'origine centriolaire que je viens de décrire. De plus, cette extrémité antérieure du filament caudal s'effile légèrement (fig. 27 et 28).

Sur le trajet du filament caudal, nous retrouvons la vésicule dont j'ai déjà parlé plus haut. Au début de notre troisième période on la trouve constamment dans le protoplasme à l'extrémité postérieure du filament caudal (fig. 21). Elle se déplace ensuite d'arrière

en avant à la rencontre de l'anneau (fig. 22): lorsque celui-ci remonte le long du filament caudal, il la refoule (fig. 23) et arrivé au terme de sa course, l'expulse du corps protoplasmique (fig. 24). La vésicule persiste encore pendant un certain temps (fig. 25) puis disparaît: cette disparition coïncide avec un épaississement très marqué du filament caudal (fig. 26).

Quant à la valeur à attribuer à cette vésicule, je suis disposé à me ranger à l'opinion de MEVES (99) qui croit que cette formation est due à un décollement d'une gaine propre du filament caudal. Ce qui plaide en faveur de cette manière de voir, c'est que, comme cet auteur le fait justement remarquer, le filament caudal paraît plus mince dans toute l'étendue de la vésicule.

Chondriome. Toutes ses modifications caractéristiques se produisent pendant cette période. Dès que la manchette caudale a disparu, les mitochondries entourent étroitement le filament caudal et tout d'abord la partie antérieure de celui-ci: dans le renflement postérieur du corps protoplasmique, elles sont encore irrégulièrement disséminées.

Un peu plus tard, les granulations mitochondriales se juxtaposent, puis se fusionnent, de façon à constituer un filament, enroulé en spirale autour du filament caudal. Ce processus suit la même loi que la disposition première des mitochondries autour du filament caudal: il débute au voisinage de la tête et s'étend progressivement d'avant en arrière.

J'avais cru jusqu'ici, en me basant sur les résultats acquis par la méthode de BENDA, que les spires du filament mitochondrial se fusionnent ensuite latéralement et qu'il se forme ainsi un manchon homogène autour du filament caudal. En réalité, il n'en est rien: la méthode de BENDA ne permet pas à la vérité de reconnaître la striation de la pièce intermédiaire dans les spermatozoïdes expulsés et il faut recourir à d'autres procédés. C'est ainsi que BROWN par exemple s'est servi avec succès de la méthode au chlorure d'or, et figure un spermatozoïde pris dans l'épididyme et pourvu d'un magnifique filament spiral: j'ai employé la même méthode et j'ai obtenu des images aussi nettes que celle de BROWN.

Quatrième période:

Maturation des spermatozoïdes.

Les modifications que subissent les spermatozoïdes expulsés se bornent chez le rat à fort peu de chose. Certains détails de struc-

ture perdent leur netteté ou deviennent même invisibles: tels sont par exemple les deux grains qui occupent l'extrémité antérieure du filament caudal, et surtout l'anneau, la »Schlußscheibe« de Jensen (87), qui marque la limite postérieure de la pièce intermédiaire. Enfin, il se dépose entre les tours de spire du filament mitochondrial une substance unissante (Ballowitz; 91, 2), qui transforme la pièce intermédiaire en un cylindre complètement lisse et ne permet plus de reconnaître l'existence du filament spiral sans l'emploi de méthodes spéciales (macération, chlorure d'or etc.; Jensen: 87).

Le spermatozoïde mûr du rat se compose, suivant la division classique, de trois parties: la tête, le col et la queue. Nous avons maintenant tous les éléments nécessaires pour en donner une description exacte, laquelle n'ajoute du reste pas grand'chose aux faits déjà publiés par Jensen, par Ballowitz, par v. Ebner, par Meves etc.

Tête. Vue de profil, la tête présente la forme d'un crochet pointu et fortement recourbé en lame de cimeterre. Son extrémité postérieure comprend les trois facettes que nous avons déjà distinguées plus haut: la facette ventrale plane, sur laquelle s'insère le centriole proximal en forme de bâtonnet (dont la présence a été signalée pour la première fois par Meves); les deux facettes dorsales d'obliquité inverse et se continuant l'une dans l'autre par l'intermédiaire d'une surface courbe.

Examinée de face, la tête apparaît comme une mince lamelle, un peu élargie à son extrémité antérieure. Ces mêmes vues de face permettent de reconnaître la différence notable de niveau qui existe entre la facette ventrale d'une part, les deux facettes dorsales d'autre part.

Quant à la structure de la tête, nous l'avons décrite en détail plus haut et nous avons vu qu'elle se compose essentiellement de deux parties: une partie antérieure, formée par la coiffe céphalique et l'acrosome, qui s'étend en arrière sur la partie postérieure; celle-ci correspond au noyau de la spermatide et peut parfois se subdiviser en deux parties de colorabilité différente.

Le cou est la lacune comprise entre la tête et la queue, plus exactement entre le centriole proximal et le fragment antérieur du centriole distal. Ces éléments ne sont pas, chez le rat, réunis par des filaments, comme chez le cobaye par exemple, mais par une

substance transparente, par l'intermédiaire de laquelle la queue s'articule avec la tête.

Queue. On la subdivise habituellement en trois parties: une pièce intermédiaire, une pièce principale et une pièce terminale. Ces trois parties se distinguent aisément par la différence de calibre qu'elles présentent: la pièce intermédiaire est un peu plus épaisse que la pièce principale, et celle-ci l'emporte nettement sur la pièce terminale. Un léger étranglement marque de plus la limite entre la pièce intermédiaire et la pièce principale. Dans toute la queue s'étend le filament axile, auquel Jensen (87) le premier a reconnu, par ses expériences de macération, une structure fibrillaire.

Dans l'étendue de la pièce intermédiaire, le filament caudal est recouvert par trois enveloppes. Une première gaine (**gaine propre**) est celle qui a été décrite pour la première fois par Meves (99) dans son étude de la spermiogénèse du cobaye et que nous avons également retrouvée chez le rat (v. plus haut, ce que nous avons dit de la vésicule que l'on trouve pendant les seconde et troisième périodes de la spermiogénèse sur le trajet du filament caudal). En dehors de cette gaine, qui n'est pas reconnaissable dans le spermatozoïde entièrement développé, se trouve le filament spiral d'origine mitochondriale enrobé dans une substance unissante mise en évidence par Ballowitz. Enfin, le tout est recouvert par une enveloppe protoplasmique, décrite également pour la première fois par Meves (98) chez le cobaye[1]: cette couche de protoplasme est, chez le rat, si mince et s'applique si étroitement sur le filament spiral, que l'étude du développement seule permet de conclure à son existence dans le spermatozoïde mûr.

A son extrémité antérieure, la pièce intermédiaire se termine par les deux granulations dérivant de la partie antérieure du centriole distal, que nous avons décrites plus haut et dont la disposition exacte a été reconnue pour la première fois par Meves (99). L'extrémité postérieure est marquée par la présence de l'anneau, dérivant également du centriole distal, le plus souvent d'une façon plus théorique que réelle, car la »Schlußscheibe« (Jensen 87) est rarement visible sur le spermatozoïde mûr du rat. Un léger étranglement marque la limite entre cette partie de la queue et

la pièce principale: celle-ci est formée par le filament caudal recouvert d'un prolongement de la gaine propre de ce filament. La

[1]) L'existence d'une gaine protoplasmique entourant le filament axile avait déjà été reconnue par Swaen et Masquelin (83), chez les sélaciens.

faible différence de calibre entre la pièce principale et la pièce intermédiaire (qui est pourtant recouverte de trois enveloppes distinctes), a porté Meves (99) à admettre que cette gaine s'épaissit considérablement dans l'étendue de la pièce principale (voir son schéma du spermatozoïde des mammifères, loc. cit. p. 360). Jensen (87), puis Ballowitz (91, 2) ont reconnu à cette gaine une striation transversale: nous pouvons affirmer que cette striation transversale n'a rien de commun avec celle de la pièce intermédiaire, due à la présence du filament spiral.

Enfin, la pièce terminale est constituée par le filament caudal nu.

La longueur relative des trois parties de la queue du spermatozoïde diffère chez le rat de ce que l'on observe chez la plupart des autres mammifères. Tandis qu' habituellement la pièce principale est la plus longue de ces trois parties (d'où son nom), ici, la pièce intermédiaire l'emporte de beaucoup sur les deux autres: ce développement colossal de la pièce intermédiaire et par conséquent du filament spiral d'origine mitochondriale est une des caractéristiques du spermatozoïde du rat.

Bibliographie.

Pour la littérature antérieure au travail de Meves sur le cobaye, je me permets de renvoyer le lecteur à l'excellent résumé bibliographique de cet auteur: je ferai pourtant exception pour les travaux qui ont spécialement le rat pour objet, et qui seront soumis à une critique détaillée.

Depuis le travail de Meves ont paru sur la spermiogénèse des mammifères une note de Schoenfeld (00) sur le taureau, deux courtes publications de Niessing (00 et 02) sur le rat et le cobaye, des travaux de v. Mollé (06) sur l'écureuil et de Benda (06, 1) sur les monotrèmes. Les marsupiaux ont été étudiés par v. Korff (02) et Benda (06, 1). Enfin, parmi les vertébrés inférieurs les sélaciens ont été étudiés par Suzuki (98), Amphiuma par Mc. Gregor (99); Rana et Bombinator ont fait l'objet de travaux de Broman (00, 1 et 07) et A. et K. E. Schreiner ont complété leur étude de l'évolution des cellules séminales des Myxinoïdes (08).

Divisions de la spermiogénèse. La subdivision de la spermiogénèse en trois périodes, telle qu'elle a été proposée par Meves (99), a été adoptée depuis par v. Korff (02) pour Phalangista, avec cette différence que v. Korff se base sur les modifications des centrioles,

l'apparition de la manchette étant chez cette espèce difficile à observer. La même subdivision a été reprise par v. Mollé (06) pour l'écureuil et nous avons vu qu'elle s'applique parfaitement à notre objet.

Il semble donc, comme je l'ai dit plus haut, que cette classification a une valeur absolument générale. Mais récemment Benda (06, 1) a proposé pour les monotrèmes et les mammifères en général une autre subdivision et a critiqué celle de Meves, basée, dit-il, sur l'évolution de la manchette caudale, organe d'une importance tout à fait accessoire. Benda oublie que Meves lui même a reconnu que ce critérium ne s'applique qu'au cobaye (et aux autres espèces chez lesquelles l'évolution de la manchette est aussi nette que chez celle-la) et que le même auteur a signalé la possibilité de se baser sur l'évolution des centrioles, dont les modifications essentielles coïncident avec l'apparition et la disparition de la manchette. Cette critique de Benda n'est donc absolument pas fondée.

Voyons si sa subdivision de la spermiogénèse en six périodes est plus heureuse. Voici quelles sont ces périodes.

1[e] Phase: les centrioles et la vacuole archiplasmique (idiozome vacuolisé) s'appliquent contre le noyau.

2[e] Phase: les centrioles et l'archiplasme vacuolisé gagnent chacun un pôle opposé du noyau et déterminent la position du pôle antérieur et du pôle postérieur de le spermatide.

3[e] Phase: premiers changements du noyau et du corps protoplasmique: augmentation de la quantité de chromatine, allongement du corps protoplasmique et apparition éventuelle de la manchette caudale.

4[e] Phase: transformation de l'archiplasme en perforatorium, métamorphose ultérieure du noyau par condensation de la chromatine, première indication de la forme de la tête.

5[e] Phase: Métamorphose définitive et changements éventuels de position des centrioles. Dépot de la gaine mitochondriale sur la pièce intermédiaire.

6[e] Phase: Maturation de la spermie par disparition progressive du corps cellulaire; les diverses parties du spermatozoïde se confondent et deviennent moins nettes.

Si nous comparons ce mode de subdivision à celui adopté par Meves, nous constatons que les 1[e] et 2[e] phases correspondent sensiblement à la première période de Meves, puisqu'au début de la 3[e] phase de Benda apparaît la manchette; et que les 3[e] et 4[e] phases de

Benda correspondent à la 2e période de Meves, puisque dans la 5e phase de Benda la gaine mitochondriale se dépose sur la pièce intermédiaire, ce qui suppose la disparition de la manchette. Nous constatons de plus que la subdivision de la première période de Meves en 1e et 2e phases d'après Benda ne s'applique ni au cobaye, ni au rat, car chez ces deux espèces, lorsque les centrioles ont atteint le noyau, l'idiozome est déjà au pôle antérieur de la spermatide, et de plus le pôle postérieur est déterminé depuis longtemps par la position des centrioles. De plus, à la fin de la première période de Meves, c'est à dire de la seconde phase de Benda, le perforatorium est déjà virtuellement constitué, phénomène qui n'appartiendrait d'après Benda qu'à la 4e phase, et ne subit plus que des modifications de détail dont certaines ne se produisent chez le rat que tout à la fin de la spermiogénèse (5e et 6e phases de Benda). Les premières modifications de la forme du noyau, rangées par Benda dans sa 4e phase, se produisent déjà chez le rat immédiatement après l'apparition de la manchette, c'est à dire au début de la 3e. En voilà assez pour montrer que si la classification de Benda s'applique peut être aux monotrèmes, elle ne convient nullement, comme l'auteur le croit, à tous les mammifères.

Corps protoplasmique. L'élimination de la majeure partie du protoplasme de la spermatide à la fin de son évolution, par étranglement progressif du corps protoplasmique, est admise aujourd'hui par tous les auteurs, sauf par Benda (v. plus bas).

Elle a été décrite pour la première fois chez le rat par Brown (85). Mais comme Meves (99) le fait justement remarquer, Brown l'a plutôt supposée en reconnaissant l'existence des corps résiduels, que réellement vue, car ses figures 15 et 20 auxquelles il renvoie, représentent un stade antérieur à ce processus, Nous avons vu en effet que chez le rat, comme chez le cobaye (Meves) l'élimination du protoplasme se fait généralement au voisinage de la tête.

Lenhossek (97 et 98) n'entre dans aucun détail sur cette élimination: cet auteur n'a du reste suivi l'évolution de la spermatide du rat que jusqu'à la moitié de notre seconde période environ.

Regaud (01) confirme l'opinion de v. Ebner (88), qui voit les corps résiduels former d'abord une couche entre les têtes des spermatozoïdes, puis émigrer vers la périphérie du tube séminifère, englobés dans le protoplasme d'une cellule de Sertoli.

L'élimination d'une partie du protoplasme de la spermatide par étranglement progressif a également été constatée dans d'autres

groupes que celui des mammifères: par v. KORFF (02), chez Phalangista, par A. et K. E. SCHREINER (08) chez Myxine (et ici l'élimination se fait très tôt, lorsque le noyau de la spermatide est encore à peu près sphérique), par BROMAN (07) chez Rana. MEVES (97, 1) ne l'avait pas reconnue chez Salamandra, mais ne croit pas impossible que ce processus lui ait échappé.

Seul BENDA (06, 1), à l'occasion de ses travaux sur les monotrèmes et les marsupiaux, nie l'existence de ce mode d'élimination du protoplasme et celle des corps résiduels, aussi bien dans ces groupes que chez tous les mammifères. Il maintient par conséquent son ancienne opinion de la dissolution progressive du protoplasme: cette opinion est infirmée par les observations si nettes de MEVES (99) sur le cobaye, celles de v. EBNER (88), REGAUD (01) et les miennes sur le rat.

L'existence de granulations colorables dans le protoplasme en dégénérescence a été signalée chez le rat par BROWN (85), puis décrite exactement par v. EBNER (88). Cet auteur reconnaît à côté de gouttelettes de graisse, colorées en noir par l'acide osmique que contient le liquide de FLEMMING, des granulations très avides de safranine et d'autres colorants nucléaires: les »tingierbare Körner«. De semblables granulations ont été retrouvées par MEVES (99) chez le cobaye, chez les marsupiaux par v. KORFF (02).

Il semble bien acquis que, chez les mammifères, le protoplasme de la spermatide ne s'étend pas en arrière au dela de la pièce intermédiaire: c'est ce qui résulte des observations de MEVES sur le cobaye (99), le rat et l'homme (98, 1 et 01), de SCHOENFELD (00) sur le taureau, de v. MOLLÉ (06) sur l'écureuil, de BENDA (06) sur les monotrèmes. Par contre v. KORFF (02), chez Phalangista, constate que le protoplasme s'étend aussi sur une partie de la pièce principale. L'existence de la gaine protoplasmique entourant la pièce intermédiaire du spermatozoïde adulte des mammifères a été signalée pour la première fois par MEVES (99) chez le cobaye.

En ce qui concerne l'extrémité antérieure de la gaine protoplasmique, j'ai admis pour le rat, comme MEVES pour le cobaye, que le noyau de la spermatide fait réellement saillie hors du corps protoplasmique: BENDA (06) pense au contraire qu'il persiste une mince couche de protoplasme autour du noyau. Mes observations

me portent à croire que cet élément se dégage réellement du protoplasme: plaident en faveur de cette manière de voir la netteté de l'insertion protoplasmique sur la tête de la spermatide en voie de développement, l'impossibilité de reconnaître l'existence d'une gaine protoplasmique en dessous de cette insertion. L'absence de cette gaine me paraît encore confirmée par les expériences de Jensen (87) et Ballowitz (91, 2) sur le décollement de la coiffe céphalique.

Quant à l'épaississement en forme de demi anneau que l'on trouve chez le rat à l'extrémité antérieure et du côté ventral du corps protoplasmique de la spermatide à la fin de la seconde et au commencement de la troisième période, il n'avait pas encore été décrit et l'on ne trouve dans la littérature aucune indication sur une formation analogue. Seul Moore (94) décrit brièvement et figure (26, 27 et 28: f) »a dense mass . . . but it does not appear to have any definite value as it vanishes in the succeeding phases (p. 159)« qui correspond au résidu granuleux de notre épaississement.

Manchette caudale. Renson (82) le premier a donné une bonne description de la manchette caudale (chez le lapin). Il écrit: »La portion de protoplasma qui se trouve en contact avec le segment postérieur du noyau devient plus claire que les portions voisines et se différencie pour constituer une sorte de tube hyalin dans lequel le segment postérieur du noyau vient en quelque sorte s'emmancher: le noyau n'est plus désormais en rapport avec la masse de protoplasma que par l'intermédiaire de ce tube clair, dans l'axe duquel on aperçoit le filament caudal et son insertion nucléaire (p. 330).« Renson a par conséquent reconnu que la manchette caudale est un tube ouvert en arrière et une différenciation protoplasmique. Au contraire, dans tous les autres travaux antérieurs à celui de Lenhossek (98), la manchette est considérée comme un soulèvement de la membrane nucléaire en forme de vésicule (Schwanzblase), fermée par conséquent à son extrémité postérieure. C'est ainsi que Niessing (96) la décrit encore récemment chez le rat: aussi cet auteur s'étonne-t-il de trouver à l'intérieur de la manchette caudale le corps chromatoïde, qui était auparavant dans le protoplasme, et se demande-t-il comment cet élément a pu y pénétrer.

L'explication lui fut fournie un peu plus tard par Lenhossek (98). Cet auteur reconnut que chez le rat, comme chez le lapin, la prétendue »Schwanzblase« est un tube ouvert en arrière et appliqué contre le noyau: il désigne pour la première fois cet élément, d'une façon incidente, il est vrai, sous le nom approprié de »Schwanz-

manschette«, manchette caudale, dénomination reprise ensuite systématiquement par MEVES (99). LENHOSSEK insiste sur ce fait que la manchette est bien une différenciation cytoplasmique et considère comme insoutenable l'opinion ancienne qui voit dans cet élément un soulèvement de la membrane nucléaire.

Mes observations confirment cette manière de voir, mais je ne suis pas d'accord avec LENHOSSEK sur les points suivants. LENHOSSEK fait dériver la manchette d'une zone claire qui entoure les centrioles dès le début de la spermiogénèse. Cette zone claire s'agrandit quand les centrioles arrivent en contact avec le noyau: il apparaît alors à la limite de cette zone, de chaque côté du filament caudal, une ligne foncée qui n'est autre chose que la coupe de la manchette.

Je n'ai jamais rencontré pour ma part de zone claire autour des centrioles, à aucun stade de la spermiogénèse, et avant moi, MEVES (99) l'avait également cherchée en vain, aussi bien chez le rat que chez le cobaye.

Quant au sort de la manchette, LENHOSSEK pense qu'elle forme une gaine à la pièce intermédiaire. Nous avons vu au contraire, que chez le rat, comme chez le cobaye, la manchette disparaît.

Cette dernière espèce constitue du reste un objet particulièrement favorable pour l'étude de la manchette caudale et c'est en grande partie pour cela que MEVES (99) déclare avoir choisi le cobaye pour une étude approfondie de la spermiogénèse des mammifères. La première ébauche de la manchette est constituée par une série de filaments qui apparaissent dans le protoplasme, tout autour de l'origine du filament caudal. Ces filaments se fusionnent dans la suite pour former une membrane continue. Lorsque la manchette entre en régression, sa structure première réapparaît jusqu'à un certain point et quelques résidus filamenteux persistent dans le protoplasme, résidus qui seront plus tard éliminés avec celui ci. Il n'est pas plus question chez le cobaye que chez le rat d'une participation de la manchette à la constitution de la pièce intermédiaire.

Chez le taureau, SCHOENFELD (00) admet de même que la manchette disparaît, en partie par dégénérescence graisseuse (?). Quant au mode de formation de la manchette, SCHOENFELD pense que cet élément est une hernie de la membrane nucléaire: il lui semble en effet avoir observé un double contour. Mais les dessins de l'auteur sont si peu clairs et SCHOENFELD est si peu catégorique que je ne m'attarderai pas à ce travail qui n'est du reste qu'une communication préliminaire.

V. Mollé (06), chez l'écureuil, se prononce très catégoriquement en faveur de l'origine nucléaire de la manchette, aux dépens d'une hernie circulaire de la membrane à l'équateur du noyau, et la figure avec un double contour; le contour interne est très net, l'interne au contraire est très mince et »a échappé à des observateurs très sagaces«. Comme v. Mollé est le premier à décrire la spermiogénèse de l'écureuil, il veut sans doute dire par la que cette origine de la manchette serait commune à tous les mammifères; il croit du reste que les filaments que Meves décrit ne seraient autre chose que des plis d'une manchette déjà membraneuse. Pour ma part, je maintiens entièrement ma description: il ne peut être question chez le rat d'une hernie de la membrane nucléaire et la manchette est certainement chez cette espèce une différenciation cytoplasmique. Quant au cobaye, les figures de Meves sont si nettes et sa description si précise que l'argumentation de v. Mollé me paraît absolument insoutenable. Les observations de Meves ont du reste été entièrement confirmées par Niessing (00), et cette confirmation mérite d'autant plus d'être prise en considération, que cet auteur avait soutenu autrefois (96) une opinion toute différente: celle de l'origine nucléaire de la manchette. D'autre part, Benda (06) confirme pour les monotrèmes, l'origine cytoplasmique de cet élément, et je croirais volontiers que telle est son origine chez tous les mammifères.

Reprenons la description de v. Mollé. Lorsque l'anneau d'origine centriolaire (v. plus loin) émigre le long du filament caudal, le feuillet interne de la manchette se dévagine en même temps, et la manchette réduite à un seul feuillet s'applique contre la pièce intermédiaire et lui forme une gaine. A cette interprétation, l'auteur formule lui même une objection très forte: après son dépliement, la manchette n'est pas plus longue qu'auparavant. V. Mollé explique ce fait par une rétraction de la manchette et s'appuie sur une figure de v. Korff (02), qui représente la gaine externe de la pièce intermédiaire comme plissée. Ceci d'abord ne prouve rien pour l'écureuil, et v. Mollé oublie de plus que v. Korff voit la manchette dégénérer: ces prétendus plissements de la manchette figurés par v. Korff correspondent, si je ne me trompe, à la surface irrégulière de la gaine mitochondriale.

Si je suis disposé à admettre une origine commune pour la manchette caudale chez tous les mammifères, il me paraît encore plus vraisemblable que son sort est le même partout: il est en effet tout à fait improbable que la manchette dégénère dans certains cas

(cobaye, rat, marsupiaux) tandis que dans d'autres, elle interviendrait dans la constitution de la pièce intermédiaire. La description que donne v. MOLLÉ de la constitution de cette pièce chez l'écureuil me paraît d'ailleurs d'autant plus sujette à caution, que cet auteur n'a rien vu d'un élément très important de cette partie du spermatozoïde, de la gaine mitochondriale (v. plus loin).

Chez les monotrèmes, BENDA (06, 1) admet que la manchette est une différenciation cytoplasmique. J'avoue ne pas comprendre la subtile argumentation par laquelle BENDA essaie de mettre son opinion présente d'accord avec celle de l'origine nucléaire de la manchette caudale qu'il soutenait autrefois.

Dans la suite, la manchette arrive en contact avec la membrane cellulaire et BENDA pense qu'elle entre en continuité avec celle-ci. Il se formerait ainsi un canal intracellulaire contenant la portion primitivement intracellulaire du filament caudal, laquelle devient alors en réalité extracellulaire. Cette disposition qui est analogue à celle que l'on observe dans des groupes inférieurs, chez la salamandre par exemple, n'avait pas encore été décrite chez un mammifère.

V. KORFF (02) n'a pas trouvé dans Phalangista un objet favorable à l'étude du développement de la manchette. Il la décrit comme un tube à paroi simple; elle n'est donc pas une hernie de la membrane nucléaire. La manchette disparaît sans laisser de traces au cours de la 3e période.

Cette description est confirmée par BENDA (06, 2) pour plusieurs autres marsupiaux (Perameles, Macropus, Phascolarctos): à cette occasion, BENDA déclare avoir cru pendant un temps que la manchette s'applique contre la pièce intermédiaire, et reconnaît son erreur.

Noyau. Déjà RENSON (82) et BROWN (85) ont reconnu chez le rat l'épaississement de la membrane nucléaire dans sa moitié antérieure et la tendance de la chromatine à s'accumuler à la périphérie du noyau. L'épaississement de la membrane nucléaire et les modifications générales de la forme du noyau ont été très bien représentées par BROWN dans ses figures.

NIESSING (96) et LENHOSSEK (98) ont décrit la même particularité, mais n'ont pas reconnu sa véritable signification. LENHOSSEK pense que cet épaississement est dû à une accumulation de chromatine dans la membrane nucléaire et attribue à la même cause l'opacité plus grande du noyau dans sa moitié antérieure. Cette

opacité est due en réalité, comme je l'ai décrit plus haut, à la présence de la coiffe céphalique, et elle s'étend en arrière à mesure que la coiffe enveloppe plus complètement le noyau. L'épaississement de la membrane nucléaire n'est qu'une apparence due à l'accolement de la coiffe au noyau, et ne s'observe que lorsque celle-ci est appliquée exactement contre le noyau; les figures 24 de Niessing et 20 de Lenhossek qui répresentent, outre cet épaississement, un contour propre pour la coiffe céphalique, sont donc, à mon avis, inexactes.

Meves (98, 1) le premier a décrit chez le rat le prolongement nucléaire qui va chercher les centrioles à la périphérie de la spermatide. Lenhossek a nié l'existence de ce prolongement, mais mes observations confirment la description de Meves et Broman (01) l'a également figuré (figures 38 à 40 dans le texte) d'après les préparations de Meves. Si cette modification du noyau a échappé à Lenhossek, c'est qu'il a malheureusement eu sous les yeux, aux stades où il aurait pu le voir (dans ses figures 20 et 21), des cellules vues par leur pôle postérieur. Un tel prolongement nucléaire a également été décrit par Broman (01 et 07) chez Rana; c'est l' »Empfängniszäpfchen« de Broman; il se retrouverait parfois chez les Myxinoïdes, d'après A. et K. E. Schreiner (08), et n'existe qu'à l'état d'ébauche chez le cobaye (Meves 99; cf. les figures 14 et 15 de cet auteur).

Les modifications ultérieures du noyau de la spermatide du rat n'avaient pas encore été exactement décrites, mais la tête du spermatozoïde adulte a fait l'objet d'études minutieuses de la part de Jensen (87) et de Ballowitz (91, 2). Pour ce dernier la différence de colorabilité entre la partie antérieure et la partie postérieure du noyau proprement dit (c.-à-d. de la tête, moins la coiffe céphalique) n'est pas toujours en rapport avec la présence de la coiffe. Cet auteur décrit dans la tête du spermatozoïde d'un certain nombre de mammifères plusieurs zones de colorabilité différente qui sont certainement indépendantes de la présence de la coiffe céphalique. J'ai pour ma part, en ce qui concerne le rat, toujours vu l'épaississement du bord dorsal, dont la limite postérieure correspond à celle de la coiffe, répondre exactement à la zone plus colorée de la tête et je crois par conséquent que cette colorabilité plus grande dépend de la présence de la coiffe. C'est ce que Ballowitz et Meves admettent également pour la tête du spermatozoïde du cobaye où l'on distingue aussi une zone antérieure plus colorée et une zone postérieure plus claire.

Benda (06, 1) pense que la tendance de la chromatine à se ramasser à la périphérie du noyau de la spermatide se retrouve chez tous les mammifères; il n'en est certainement pas ainsi chez le cobaye, d'après Meves (99).

Les modifications de forme de la tête varient avec chaque espèce de mammifère et il est inutile de chercher à les comparer. Je mentionnerai seulement une particularité intéressante que présenterait la tête du spermatozoïde de l'écureuil d'après v. Mollé (06): chez cette espèce, l'hémisphère postérieur (improprement appelé inférieur par v. Mollé) du noyau s'invaginerait dans l'hémisphère antérieur. Une invagination, moins marquée il est vrai, du pôle postérieur dans le pôle antérieur est décrite par v. Korff (02) chez Phalangista.

Quant aux phénomènes de condensation de la tête du spermatozoïde, ils ont été interprétés chez les mammifères d'une façon unanime. Tous les auteurs admettent qu'il se produit une condensation de tous les éléments du noyau, suc nucléaire compris. Benda (06) insiste de plus sur une augmentation très nette de la quantité de chromatine chez les monotrèmes; cette augmentation que l'on doit théoriquement admettre, n'est pas aussi manifeste chez le rat.

Par contre chez Myxine, A. et K. E. Schreiner (08) admettent qu'une partie du suc nucléaire est expulsée du noyau[1]), bien que leurs figures ne montrent rien de cette expulsion. Ces auteurs font de plus jouer au corps chromatoïde un rôle dans les phénomènes de condensation de la substance chromatique (v. plus loin).

Perforatorium. Une partie de cet élément, l'acrosome (Lenhossek) a été reconnue il y a déjà longtemps: l'acrosome est le »Spitzenknopf« de Merkel, le »bouton terminal« de Renson (82). Quant à la formation de la coiffe céphalique aux dépens de l'idiozome (accessory corpuscle), ses premières phases ont été décrites d'une manière assez exacte par Brown (85) chez le rat. Cet auteur a vu son corpuscule accessoire s'appliquer contre le noyau de la spermatide (young spermatozon): entre ces deux éléments apparaît alors une vacuole claire qui coiffe le noyau. Cette vacuole s'étend en s'amincissant et finit par disparaître. Le reste du corpuscule accessoire se détache du noyau, gagne le pôle postérieur de la spermatide et est éliminé avec le protoplasme.

[1] D'après Flemming (80) la partie chromatique seule du noyau de la spermatide interviendraît dans la constitution de la tête du spermatozoïde de la salamandre.

Dans cette description de Brown (85), il n'est pas encore question, ni d'une vacuole, ni d'une granulation apparaissant à l'intérieur de l'idiozome. L'apparition d'une vacuole et d'une granulation uniques a été décrite pour la première fois par Benda (91). Benda voit ces éléments s'appliquer dans la suite contre le noyau et le reste de l'idiozome (archiplasma de Benda) s'éliminer avec le protoplasme.

La première description tout à fait exacte, pour le rat, du mode de formation de la vacuole idiozomique et de l'acrosome est celle qu'a donnée Moore (94). Moore décrit l'apparition dans l'archiplasme de la spermatide d'une série de petites vésicules, puis d'une minuscule granulation colorable dans chacune. Ces vésicules et ces granulations confluent dans la suite pour former une vésicule et un grain plus volumineux, ceux décrits par Benda. Ma description concorde avec celle de Moore; j'ai également vu, contrairement à ce que Niessing (96) et Meves (99) ont décrit pour le cobaye (v. plus bas), l'apparition de la première vacuole précéder celle de la première granulation (cf. ma fig. 2).

Lenhossek (98) est par conséquent tout à fait dans l'erreur quand il conteste l'exactitude de la description de Moore. Pour Lenhossek, l'acrosome apparaitrait au sens de la »sphère« encore homogène »plötzlich wie durch einen Schöpfungsakt«, et ses dimensions augmenteraient par suite d'un accroissement propre, et non par fusion de plusieurs granulations. Cette interprétation est absolument inexacte. Je me permettrai du reste de faire remarquer que si la suite des figures 16 à 24 de Lenhossek doit correspondre à la sériation de ces stades, cette sériation est tout à fait incorrecte. L'ordre chronologique des figures est sensiblement le suivant; fig. 18, 17, 19 (ou 16 qui répond à peu près au même stade) 22, 24 et 20. Les figures 21 et 22 font double emploi. Par contre Lenhossek a raison lorsqu'il soutient contre Niessing (96) que l'acrosome est une formation tout à fait différente des centrioles.

Quant au sort ultérieur de la coiffe céphalique chez le rat, la présence de cet élément a été reconnue par Jensen (87) chez le spermatozoïde adulte. Lenhossek se rallie à cette description et j'ai également admis qu'une partie de la tête est formée par la coiffe céphalique. Mais je ne suis de nouveau pas d'accord avec Lenhossek lorsque celui-ci représente (figures 20, 25, 26, 27, 28 et 29) la Kopfkappe détachée du noyau: à ces stades, elle est au contraire intimement appliquée contre celui-ci et ne s'en distingue pas. Le

décollement représenté par Lenhossek pourrait tout au plus s'interpréter comme un produit de l'action des réactifs.

Chez beaucoup de mammifères, la coiffe céphalique se retrouve dans le spermatozoïde adulte sous la forme d'une calotte s'appliquant exactement sur le noyau; tel est le cas, d'après Ballowitz (91, 2), chez la loutre, le taureau, le bélier. Chez le cobaye, la coiffe céphalique n'arrive en contact avec le noyau que dans sa partie postérieure: elle en est séparée en avant par un gigantesque acrosome.

Chez cette espèce, Niessing (96), puis Meves (99) trouvent déjà dans les spermatocytes un idiozome (sphère: Niessing) criblé de granulations, dont chacune s'entoure d'une vacuole dans la spermatide. Ces vacuoles et ces grains confluent dans la suite, comme chez le rat, pour former une vacuole et une granulation uniques. Cet acrosome est non seulement beaucoup plus grand que chez le rat d'une manière absolue, mais encore proportionnellement à la vacuole qu'il finit par remplir entièrement (Meves). La coiffe céphalique recouvre l'acrosome d'une mince pellicule, qui s'étend en arrière sur la partie antérieure du noyau et la rend plus opaque (v. plus haut). Quant au reste de l'idiozome, il se détache du noyau et est éliminé plus tard avec la majeure partie du protoplasme.

Pour Schoenfeld (80), l'idiozome constitue chez le taureau, comme chez le cobaye et le rat, la coiffe céphalique, mais l'acrosome dériverait du noyau. Il ne me paraît pas impossible que Schoenfeld ait méconnu les premiers stades de l'apparition de l'acrosome, et ne l'ait vu que lorsqu'il est déjà appliqué contre le noyau.

Voici comment v. Mollé (06) décrit la formation de la coiffe céphalique et de l'acrosome chez l'écureuil. L'idiozome (sphère) complètement homogène s'applique contre le noyau au pôle antérieur de la spermatide et il apparaît entre le noyau et la sphère, une substance hyaline, le futur capuchon, qui adhère au noyau et le déprime. Cette substance ne serait pas une différenciation de la substance de la sphère (cobaye, rat), mais »est organisée par elle sous l'influence du noyau (p. 39)«. Je ferai remarquer immédiatement que cette interprétation de v. Mollé est probablement en rapport avec la grande lacune qui existe entre ses figures 13 et 14. La figure 13 ne nous montre pas trace de la vacuole en question, dans la figure 14, elle est énorme. Cela me rappelle la description de l'apparition de l'acrosome chez le rat, d'après Lenhossek, dont l'erreur provient précisement d'une lacune de ce genre.

L'acrosome n'apparaît chez l'écureuil que très tard, lorsque le noyau est déjà excentriquement placé dans la spermatide. Il acquiert un très grand développement et envahit tout le capuchon (figures 29 à 31). Soudain, il disparaît comme par enchantement (figures 32 à 34), pour réapparaitre un peu plus tard sous forme d'un organe conique volumineux posé sur le noyau (figures 35 et 36). A partir du stade représenté fig. 38, on n'en trouve plus traces ni dans le texte, ni dans les figures[1]) de v. Mollé, sans que l'auteur nous dise ce qu'il est devenu; il se contente de déclarer que »l'acrosome . . . n'est qu'une apparition transitoire (p. 39)«. Je ne puis m'empêcher de trouver fort peu claire l'histoire de cet acrosome qui apparaît, disparaît, puis réapparaît pour redisparaître encore avec une soudaineté déconcertante: aussi la description de v. Mollé ne m'inspire-t-elle qu'une confiance médiocre.

Van Mollé ne se prononce pas catégoriquement sur la question de savoir si le capuchon céphalique persiste chez le spermatozoïde adulte de l'écureuil, mais il écrit: «Nous avons vu des spermatozoïdes vivants retirés de la vésicule séminale du cobaye, et qui ont une forme très semblable à celle des spermatozoïdes d'écureuil; ils étaient munis de leur capuchon (p. 26).» Van Mollé n'a pas l'air de se douter que ce fait est connu depuis longtemps.

Chez les monotrèmes, Benda (06, 1) décrit l'apparition dans l'idiozome d'une vésicule qui grandit au point d'envahir complètement celui-ci. Il en résulte que l'on ne trouvera pas dans la suite de résidu archiplasmique dans le protoplasme. La vésicule s'applique contre le noyau et forme la coiffe céphalique: il y apparaît plus tard un élément analogue à l'acrosome, dont l'origine n'a pas été reconnue par Benda: cet élément envahit tout le capuchon et forme l'extrémité acérée de la tête du spermatozoïde.

La coiffe céphalique se formerait de la même façon, toujours d'après Benda (06. 2), chez les marsupiaux. Mais tandis que chez Phalangista, Perameles et Macropus, la coiffe embrasse exactement le noyau et qu'il ne se forme pas d'acrosome, chez Phascolarctos au contraire, la coiffe fait saillie à l'extrémité antérieure de la tête et

[1]) Je pense du moins que l'on doit considérer comme une coquille typographique l'indication »acr.« qui se trouve en regard de granulations répandues dans le protoplasme, dans les figures 42 et 47 de van Mollé. Dans le cas contraire, la présence de l'acrosome à cet endroit me paraitrait encore plus extraordinaire.

il s'y développe une sorte d'acrosome qui finit par envahir presqu' entièrement la coiffe.

Cette description confirme pour Phalangista celle de v. Korff (02) qui n'a pas vu non plus de granulations dans l'idiozome, mais une vacuole de plus en plus volumineuse. V. Korff n'avait pas davantage trouvé de résidu de l'idiozome dans le protoplasme. Une particularité très spéciale à Phalangista est le rejet de la coiffe céphalique à la fin de la spermiogénèse: elle ne constitue donc pas un organe permanent du spermatozoïde de Phalangista, mais reste fixée à la cellule de Sertoli et est ensuite résorbée par celle-ci.

Chez Rana, Broman (07) voit le perforatorium se constituer aux dépens d'une vésicule qu'il considère comme un dérivé de l'idiozome.

Très particulier est le développement du perforatorium chez les Myxinoïdes, tel que le décrivent A. et K. E. Schreiner (08). L'ébauche de cet organe est double, mais dérive pourtant entièrement de la «sphère». Une première partie, le «primäres Spitzbläschen» s'en détache à la fin de la seconde division de maturation: il apparaît dans une partie de l'idiozome une ou deux très petites vésicules, qui se fixent au jeune noyau de la spermatide et dont la position détermine dès ce moment l'extrémité antérieure de la tête. Le restant de l'idiozome se vacuolise également et gagne le pôle opposé de la spermatide avec les centrioles. Ce n'est que plus tard que cette partie, transformée en une seule vésicule, rejoint le «primäres Spitzbläschen» et s'y unit pour constituer le perforatorium du spermatozoïde adulte.

Corps chromatoïde. L'origine du corps chromatoïde a été discutée dans un travail antérieur (Duesberg, 08). Dans la spermatide, il a d'abord été confondu par Hermann et Benda avec d'autres éléments. Niessing (96) le retrouve dans la manchette caudale et le voit se résoudre en fragments dont il n'a pu suivre l'évolution ultérieure. Lenhossek (98) donne une description analogue et j'ai montré que ces fragments deviennent de plus en plus petits et se dissolvent dans le protoplasme.

Il semble bien qu'il en soit de même chez le cobaye (Meves 99), chez Phalangista (von Korff, 02) chez l'écureuil (van Mollé, 06): chez cette dernière espèce, le corps chromatoïde jouerait un rôle dans la formation de la manchette (?).

A. et K. E. Schreiner (05 et 08) assignent au corps chromatoïde une toute autre évolution, dans un groupe très éloigné de celui des mammifères il est vrai. Après avoir vu chez Myxine glutinosa le corps chromatoïde se former aux dépens de gouttelettes d'une

substance basophile, qui sort du noyau au début de la période de maturation et une fois dans le protoplasme devient éosinophile, A. et K. E. Schreiner décrivent que le corps chromatoïde rentre dans le noyau de la spermatide, au début de la spermiogénèse. La réaction colorante ne change pas cette fois et il est longtemps encore reconnaissable dans le noyau sous forme de granulations éosinophiles. Le corps chromatoïde jouerait un rôle dans la condensation de la substance nucléaire.

Chez un autre Myxinoïde, Bdellostoma burgeri, A. et K. E. Schreiner (08) n'ont pas trouvé de corps chromatoïde.

Centrioles. Les centrioles et leur situation périphérique dans la spermatide des mammifères ont été reconnus indépendamment l'un de l'autre par Meves (97, 1) et Lenhossek (98) chez le rat. J'ai déjà indiqué à propos du noyau la divergence d'opinion existant entre ces auteurs au sujet du mode de rapprochement des centrioles et du noyau: tandis que Lenhossek pensait que les centrioles gagnent le noyau, Meves décrit que ces éléments se mettent en rapport par l'intermédiaire d'un prolongement nucléaire, et mes observations me permettent de donner entièrement raison à Meves. Nous avons vu également à propos du noyau que cette modalité n'est pas exceptionnelle, mais se retrouve constamment chez Rana (Broman: 01 et 07) parfois chez Myxine (A. et K. E. Schreiner: 08) et s'esquisse chez le cobaye (Meves: 99).

La situation périphérique des centrioles dans la jeune spermatide et leur mise en rapport ultérieure avec le noyau (de l'une ou l'autre manière indiquée ci dessus) ou encore par allongement du centriole proximal, comme Suzuki (98) le décrit chez les sélaciens, v. Korff (99) chez Helix, se retrouvent dans tous les groupes: cette disposition a été signalée notamment par Meves, non seulement chez le rat et le cobaye (99), mais encore chez la salamandre (97. 1) et l'homme (99); par Suzuki (98) chez les sélaciens; par Mc. Gregor (99) chez Amphiuma; par v. Korff (99) chez Helix pomatia; par Broman (00 et 01) chez Rana et Bombinator; par v. Korff (02) chez Phalangista; par Niessing (02) chez le cobaye et le rat; par van Mollé (06) chez l'écureuil; par Benda (06. 1) chez les Monotrèmes; par A. et K. E. Schreiner (08) chez Myxine.

L'évolution des centrioles chez le rat a été complètement méconnue par Lenhossek (98). Pour cet auteur, les centrioles, après avoir gagné le noyau, ne subissent aucune modification.

C'est Meves qui a le premier décrit ces modifications chez les mammifères, sommairement chez le rat et l'homme et d'une façon tout à fait complète chez le cobaye (99). Ma description en ce qui concerne le rat, concorde entièrement avec la sienne. Chez l'homme, Meves trouve un processus très analogue: ici aussi, le centriole proximal se fixe au noyau et émet un fin prolongement, formant avec l'autre portion un angle obtus ouvert en arrière. On trouve une disposition semblable chez le cobaye, l'écureuil et le taureau (V. plus bas).

Chez le cobaye, l'évolution des centrioles est beaucoup plus compliquée, mais peut se ramener au même type que chez le rat ou chez l'homme. Le centriole proximal se fixe au noyau, le centriole distal se divise en deux portions principales: l'une restant au voisinage du centriole proximal et donnant insertion au filament caudal, l'autre prenant la forme d'un anneau dans lequel s'enfile le filament caudal et qui émigre le long de ce filament jusqu' à l'extrémité postérieure de la pièce intermédiaire. Le processus se complique chez le cobaye d'une fragmentation du centriole proximal et de la portion antérieure du centriole distal.

Ces observations concordantes sur le rat, le cobaye et l'homme, confirmées de plus par la description de phénomènes analogues dans des groupes voisins [chez Phalangista par v. Korff (02)] et même éloignés [chez Rana par Broman (07)] permettraient de croire que l'évolution des centrioles est identique, dans ses grandes lignes au moins, chez tous les mammifères. Il existe pourtant des données contradictoires.

Pour Schönfeld (00), le centriole proximal pénètre dans le noyau, puis en ressort et forme finalement d'une part un disque appliqué contre la membrane nucléaire, de l'autre, un petit bâtonnet effilé, (corps bâtonoïde) analogue à celui que Meves a décrit chez l'homme[1]) et le cobaye et qui existe également chez le rat. Ce bâtonnet s'allongerait dans le suite et Schönfeld croit l'avoir vu s'enrouler autour du filament caudal et former le filament spiral. Nous allons voir dans un instant que van Mollé donne une description analogue pour le taureau et est encore une fois beaucoup plus catégorique que Schönfeld: aussi reviendrai je plutôt sur ce point à propos du travail de van Mollé, et dans la partie bibliographique concernant la gaine mitochondriale.

---

[1]) Cette description de Schönfeld est peu claire: je la résume ici telle que j'ai cru la comprendre.

Reprenons la description de Schönfeld. Le centriole distal se transforme tout entier en un anneau traversé par le filament caudal, lequel se fixe au centriole proximal. L'anneau se rompt ensuite et prend la forme d'une crosse, dont la moitié proximale reste en place, tandis que l'autre émigre le long du filament caudal jusqu'à l'extrémité postérieure de la pièce intermédiaire.

Une telle évolution des centrioles est si différente de ce qui se passe chez les autres mammifères qu'elle paraît a priori peu vraisemblable. L'exactitude de la description de Schönfeld est du reste formellement contestée par Meves (01). Cet auteur écrit: »Ich bemerke, daß ich mich selbst eingehend genug mit der Spermiogenese beim Stier beschäftigt habe, um die Schönfeldsche Darstellung als vielfach irrtümlich bezeichnen zu können (p. 491).«

Chez l'écureuil, l'évolution des centrioles serait d'après van Mollé (06) la suivante. La spermatide ne renferme qu'un seul centriole en forme d'équerre dont une des branches porte le filament caudal. Cet équerre est d'abord placé à la périphérie de la cellule, puis gagne le noyau, auquel une partie de la branche proximale de l'équerre se fixe. La partie libre de cette branche proximale s'effile et s'allonge et forme le corps batonoïde (V. plus haut la description de Schönfeld). La branche distale se divise pour donner naissance à une granulation portant le filament caudal et à un anneau entourant ce filament.

Cette description concorde assez exactement avec ce qui se passe chez le rat, l'homme et le cobaye, sauf en ce qui concerne la présence d'un centriole unique. L'équerre de van Mollé est évidemment l'homologue des deux centrioles que l'on trouve chez les autres mammifères, et il ne me paraît pas improbable que ce centriole prétendu unique soit en réalité constitué par deux éléments: un centriole distal plus ou moins allongé et un centriole proximal en forme de bâtonnet perpendiculaire au précédent (disposition que l'on trouve chez le cobaye: cf. la fig. 6 de Meves), et qu'une différenciation insuffisante ou une coloration insuffisamment élective n'a pas permis à van Mollé de distinguer.

Dans la suite, la partie du centriole proximal qui est fixée au noyau se soude avec la partie antérieure du centriole distal, et forme avec lui un organe cylindrique, le cou du futur spermatozoïde. Quant à l'anneau, il va émigrer le long du filament caudal, entrainant avec lui, comme nous l'avons vu plus haut, le feuillet interne de la manchette, jusqu'à l'extrémité postérieure de la pièce inter-

médiaire. Le corps batonoïde s'enroulerait autour du filament caudal, pour former le filament spiral.

J'ai déjà discuté plus haut ce qui concerne la manchette caudale et je reviendrai plus loin sur l'origine du filament spiral. Le restant de la description de v. Mollé est assez bien d'accord avec ce qui se passe chez les autres mammifères, sauf en ce qui concerne le cou. Le cou est réellement compris entre le centriole proximal et le fragment antérieur du centriole distal: ce qui me paraît plus sujet à caution, c'est la soudure de ces deux pièces ou tout au moins leur réunion par une membrane continue. Je me demande si ce que v. Mollé prend pour la coupe de cette membrane n'est pas un filament tendu de chaque côté entre la centriole proximal et le fragment antérieur du centriole distal, comme c'est le cas chez le cobaye par exemple. V. Mollé décrit du reste ces filaments un peu plus tard, mais croit qu'il s'agit alors du corps batonoïde enroulé autour du cou.

Chez les monotrèmes (06, 1), Benda trouve les deux centrioles à la périphérie de la jeune spermatide et les voit ensuite gagner le noyau. La description des phénomènes ultérieurs est par contre très différente de ce que nous avons vu jusqu'ici. Pour Benda, et non seulement chez les monotrèmes, mais aussi chez le cobaye et tous les mammifères, le centriole distal serait employé tout entier à la formation de l'anneau et le filament caudal s'insérerait sur le centriole proximal. Celui-ci se subdiviserait ensuite en deux parties, l'une antérieure fixée au noyau, l'autre postérieure portant le filament caudal. La disposition est alors la même que chez le rat par exemple, mais l'interprétation de Benda est toute différente. Benda n'a pu, chez les monotrèmes, suivre exactement l'évolution ultérieure des centrioles.

Cette description est en contradiction formelle avec ce que nous savons du cobaye, du rat, et de l'homme. Chez ces espèces, Meves ne figure aucune relation de continuité entre les deux centrioles (si ce n'est secondairement chez le cobaye, par l'intermédiaire des filaments régnant dans l'étendue du cou) et je puis confirmer entièrement la description de Meves pour le rat. Aussi, je considère l'interprétation de Benda comme inexacte et reposant peut-être sur une coloration insuffisamment élective des centrioles. Les figures qu'il nous donne de ces éléments sont en effet fort peu nettes, et la plus claire de toutes, la figure 16 D 5 (et peut-être D 3), nous montre deux centrioles nettement séparés, dont le distal porte le filament caudal.

Chez un Marsupiau (Phalangista) v. Korff (02) trouve une évolution des centrioles très analogue à celle des mammifères. Le centriole distal porte le filament caudal et lorsque les centrioles se portent vers le noyau, ce centriole distal se transforme en une petite plaque dont le centre se détache; il se forme ainsi un anneau à travers lequel passe le filament caudal, et une granulation sur laquelle ce filament s'insère. Cette granulation se met secondairement en relation avec le centriole proximal fixé au noyau par l'intermédiaire d'un bâtonnet. Puis l'anneau émigre le long du filament caudal jusqu'à l'extrémité postérieure de la pièce intermédiaire. V. Korff fait remarquer qu'au début l'insertion du centriole proximal ne se fait pas exactement au pôle postérieur du noyau, mais un peu latéralement disposition qui chez le rat, n'apparaît que secondairement.

Benda (06, 2) conteste l'exactitude des observations de v. Korff et croit qu'ici aussi l'anneau dérive du centriole distal tout entier, tandis que les deux granulations réunies par un bâtonnet proviendraient du centriole proximal. Ne connaissant pas le testicule des Marsupiaux, je ne puis conclure que par analogie avec ce qui se passe chez les mammifères à l'exactitude des observations de v. Korff.

Chez Myxine, A. et K. E. Schreiner (08) décrivent que les centrioles, en forme de bâtonnet, ne subissent pas de modifications au cours de la spermiogénèse.

Broman (01 et 07) chez Rana trouve des modifications assez analogues à celles que l'on observe chez les mammifères. Le centriole proximal se fixe au noyau: le centriole distal se transforme en une granulation portant le filament caudal, et en un anneau. Cet anneau disparaît dans la suite en se dissolvant dans le protoplasme.

Filament caudal. Il résulte de ce résumé de l'évolution des centrioles que tous les auteurs admettent l'origine centriolaire du filament caudal, et que tous, sauf Schoenfeld et Benda, le font dériver du centriole distal. On admet également d'une façon générale, que le filament caudal comprend deux parties: une partie intracellulaire, très courte au début de la spermiogénèse, mais qui s'allonge lorsque les centrioles gagnent le noyau; une partie extracellulaire qui se fraie un chemin entre les cellules voisines ou s'applique à la surface de la spermatide, suivant les circonstances. Lenhossek (98) et Benda (06) ont émis une opinion différente.

C'est ainsi que Lenhossek décrit et figure, chez le rat, le filament caudal comme étant tout entier intracellulaire au début. Comme

Meves l'a justement fait remarquer, cette description est inexacte; elle repose vraisemblablement sur une interprétation défectueuse de vues du pôle postérieur de la spermatide (voir aussi plus haut à propos du prolongement nucléaire méconnu par Lenhossek) montrant le filament caudal appliqué à la surface de la spermatide.

Benda (06) pense que le filament caudal ne sort pas de la spermatide à l'endroit où on le voit croiser la membrane cellulaire, mais au voisinage immédiat de son insertion au noyau. Le filament caudal serait donc extracellulaire dans la majeure partie de son étendue et ne s'entourerait que secondairement de protoplasme. Il appuie sa manière de voir, d'abord sur le fait que chez Phalangista (v. Korff), l'insertion du filament caudal au pôle postérieur du noyau est latérale et il admet qu'il en est de même chez tous les mammifères. Benda pense que le filament caudal »nicht axial die Zelle durchläuft, sondern unmittelbar neben der Insertion aus dem Zelleib austritt, um sich der Membran oberflächlich anzulagern. Die Bilder, in denen der axiale Verlauf der Geißel scheinbar demonstriert werden kann, sind dann als en face-Ansichten dieses oberflächlichen Verlaufes zu deuten (p. 453)«. A cela, je répondrai d'abord qu'il est faux que l'insertion du centriole proximal se fasse latéralement sur le noyau de la spermatide chez tous les mammifères: chez le rat, cette disposition n'est que secondaire. Ensuite, si des vues de face peuvent nous tromper, la disposition décrite par Benda doit être reconnaissable sur des vues de profil: nous avons vu qu'il n'en est rien.

Le second argument de Benda est l'absence de lacune dans la membrane cellulaire au pôle postérieur de la spermatide. Mais Benda ne nous dit pas s'il voit un orifice à l'endroit où il suppose que le filament caudal sort de la cellule: s'il n'y en a pas davantage à cet endroit, que vaut son argument? Il me paraît beaucoup plus simple de dire que cet orifice est si petit, qu'il est exactement rempli par le filament caudal. Et la manchette? Dans la disposition décrite par Benda, elle devrait être perforée par le filament caudal: Benda, ne nous donne, et pour cause, aucun détail à ce sujet.

Chez Myxine, A. et K. E. Schreiner (08) décrivent un filament caudal principal s'insérant sur le centriole distal, et un filament accessoire qui apparaît plus tard sur le centriole proximal et s'enroule autour du premier.

La vésicule que Meves (99) a le premier décrite chez le cobaye sur le trajet du filament caudal, se retrouve non seulement chez le rat, mais encore chez le taureau d'après Schoenfeld. Chez cette

espèce, elle s'entourerait de même que le filament caudal, du filament spiral (lequel dérive d'après SCHOENFELD du corps batonoïde): disposition qui me paraît peu vraisemblable.

Chez l'écureuil, v. MOLLÉ (06) trouve »déjà dans la deutérospermatide . . . une substance hyaline, d'un côté le long du filament axile. Elle part de la lumière de l'anneau; à peu de distance de lui, elle se réunit en une vacuole que le filament axile contourne, puis elle longe de nouveau celui-ci. C'est le début du premier revêtement que se fait le filament axile. Etant données les particularités de structure à son apparition, son évolution, sa durée, il semble provenir de l'équerre et par elle peut-être du noyau (p. 29).« V. MOLLÉ admet donc qu'il s'agit ici d'une gaine propre du filament caudal, mais n'a pas reconnu que la vésicule est l'expression d'un soulèvement de cette gaine et qu'elle est en réalité traversée par le filament caudal.

Filament spiral. La genèse du filament spiral qui entoure la pièce intermédiaire du spermatozoïde des mammifères a été décrite pour la première fois par v. BRUNN (84). Plus tard, BENDA a montré la nature spéciale de ces granulations et j'ai confirmé ces descriptions dans un travail antérieur (07).

L'existence d'une gaine mitochondriale entourant le filament caudal du spermatozoïde a été décrite par BENDA et MEVES dans tous les groupes du règne animal et signalée tout récemment encore par BROMAN (01 et 07) chez Rana, par v. KORFF (02) chez Phalangista, par A. et K. E. SCHREINER (08) chez Myxine. Elle affecterait d'après BENDA, chez les marsupiaux et probablement chez les Monotrèmes, la forme d'un filament spiral, comme chez les mammifères.

Nous avons déjà vu plus haut que SCHOENFELD (00) et v. MOLLÉ (06) attribuent au filament spiral qu'ils décrivent chez le taureau et l'écureuil, une tout autre origine: il dériverait du corps batonoïde qui est une partie du centriole proximal.

Une telle différence paraît a priori tout à fait invraisemblable. Si ces observations étaient exactes, et l'exactitude de celles de SCHOENFELD est formellement contestée par BENDA (03), il faudrait en conclure que le filament spiral du taureau et de l'écureuil n'est pas l'homologue de celui des autres mammifères. Mais que devient l'appareil mitochondrial chez ces espèces? BENDA nous apprend que chez le taureau, les mitochondries forment un filament spiral enroulé sur la pièce intermédiaire. Ni SCHOENFELD ni v. MOLLÉ ne soufflent mot de ces éléments, et cela enlève à mon avis toute valeur

à leurs observations: n'ayant rien vu de la gaine mitochondriale, ces auteurs ne peuvent nous donner une description exacte de la pièce intermédiaire puisqu'il leur manque un de ses éléments les plus caractéristiques. V. Mollé se débarrasse du reste avec une aisance toute particulière de certaines granulations qu'il trouve dans la spermatide de l'écureuil en disant: »La spermatide type comprend dans son protoplasme . . . un corps chromatoïde et enfin quelques granulations chromatophiles que nous rattachons à ce dernier plutôt que de les grouper en un élément nouveau qui serait le mitochondre (p. 15).« L'inexactitude des observations de Schoenfeld et v. Mollé sur le filament spiral est encore confirmée par l'étude de l'évolution du prolongement du centriole proximal, homologue du corps batonoïde, chez l'homme, le cobaye (Meves) et le rat, où il n'est qu'une formation transitoire.

Et maintenant que nous avons achevé l'étude de l'évolution des cellules séminales du rat, j'espère avoir convaincu Bugnion et Popoff (06) que les spermatocytes subissent deux divisions consécutives et que les produits de ces deux divisions peuvent être facilement distingués les uns des autres. Si nous appliquons à notre objet la méthode des mensurations, chère à Bugnion et Popoff, nous constaterons d'abord que les noyaux jeunes, reconnaissables à leur reticulum chromatique très serré, sont nettement plus volumineux dans les spermatocytes de second ordre que dans les spermatides (cf. les figures 24 et 38 de mon travail sur les divisions des spermatocytes). Nous constaterons de plus que si le volume de la spermatide et de son noyau augmente très sensiblement après la division, il n'atteint jamais celui d'un spermatocyte de second ordre adulte (cf. la figure 25 de mon précédent travail et la fig. 4 par exemple de celui-ci, où le noyau encore sphérique de la spermatide a atteint son volume maximum). Une confusion pourrait tout au plus se faire, au point de vue des dimensions du noyau, avec un jeune spermatocyte de second ordre; mais lorsque le noyau de la spermatide a atteint les dimensions du noyau du jeune spermatocyte II, l'aspect du noyau et de l'idiozome et la position des centrioles suffisent, pour caractériser ces deux générations cellulaires. L'examen comparé des figures de mes deux travaux, faites toutes au même grossissement me paraît suffisamment instructif pour qu'il soit inutile d'insister; j'ajoute que ces figures sont la reproduction fidèle des images fournies par les préparations.

Index bibliographique.

BALLOWITZ, E. 86. Zur Lehre der Struktur der Spermatozoen. Anat. Anz. 1.

—— 91. 1. Die Bedeutung der VALENTINschen Querbänder am Spermatozoonkopfe der Säugetiere. Arch. f. Anat. u. Entwicklg.

—— 91. 2. Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugetierspermatozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 52.

—— 03. Article »Spermien« dans Encyklopädie der mikr. Technik. Berlin.

BENDA, C. 91. Neue Mitteilungen über die Entwicklung der Genitaldrüsen und über die Metamorphose der Samenzellen (Histogenese der Spermatozoen). Verhandl. der Phys. Gesellsch. Berlin.

—— 97. Neuere Mitteilungen über die Histogenese der Säugetierspermatozoen. Verh. der Phys. Ges. Berlin.

—— 03. Die Mitochondria. Ergeb. der Anat. und Entwicklg. 12.

—— 06. 1. Die Spermiogenese der Monotremen. Semon. Zool. Forschungsreisen in Australien. Fischer, Jena.

—— 06. 2. Die Spermiogenese der Marsupialier. Ibid.

BROMAN, J. 00. 1. Über Bau und Entwicklung der Spermien von Bombinator igneus. Anat. Anz. 17.

—— 00. 2. Bidrag till Kännedomen om batrachiespermiernas bygnad. Lund[1].

—— 01. Über gesetzmäßige Bewegungs- und Wachstumserscheinungen (Taxis- und Tropismenformen der Spermatiden, ihrer Centralkörper, Idiozomen und Kerne). Arch. f. mikr. Anat. 59.

—— 07. Über Bau und Entwicklung der Spermien von Rana fusca. Arch. f. mikr. Anat. 70.

BROWN, H. 85. On the spermatogenesis in the Rat. Quart. Journ. of Micr. Science. New Series. Vol. XXV.

v. BRUNN, A. 84. Beiträge zur Kenntnis der Samenkörper und ihrer Entwicklung bei Säugetieren und Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. 23.

BUGNION, E. et POPOFF, N. 06. La signification des faisceaux spermatiques. Bibl. anat. XVI.

DUESBERG, J. 07. Der Mitochondrial-Apparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. I. Arch. f. mikr. Anat. 70.

—— 08. Les divisions des Spermatocytes chez le rat. Arch. f. Zellforsch. 1.

v. EBNER, V. 08. Zur Spermatogenese bei den Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. XXXI.

—— 99. Über die Teilung der Spermatocyten bei den Säugetieren. Sitzungsb. d. Akad. d. Wiss. Wien. Math. nat. wiss. Klasse. Bd. 108.

FLEMMING, W. 80. Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. 18.

FÜRST, C. M. 87. Bidrag till Kännedomen om sädeskropparnas struktur och utweckling. Nord. med. Ark. Bd. XXX[2].

HERMANN, F. 97. Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. 30.

—— 98. Bemerkungen über die »chromatoïden« Körper der Samenzellen. Anat. Anz. 14.

---

[1] Cité d'après MEVES (01).

[2] Cité d'après JENSEN (87) et BALLOWITZ (91. 2).

Jensen, O. S. 86. Über die Struktur der Samenkörper bei Säugetieren, Vögeln und Amphibien. Anat. Anz. 1.
—— 87. Untersuchungen über die Samenkörper der Säugetiere, Vögel und Amphibien. I. Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. 30.
v. Korff, K. 99. Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat. 54.
—— 02. Zur Histogenese der Spermien von Phalangista vulpina. Arch. f. mikr. Anat. 60.
v. Lenhossek, M. 97. Über Spermatogenese bei Säugetieren. Tübingen.
—— 98. Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. 51.
Loisel, G. 02. Etudes sur la spermatogenèse chez le moineau domestique. Journ. de l'Anat. et de la Phys. 38.
Mac Gregor, J. H. 99., The Spermatogenesis of Amphiuma. Journ. of Morphology. XV.
Meves, F. 97. 1. Über Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. 50.
—— 97. 2. Zur Entstehung der Achsenfäden menschlicher Spermatozoen. Anat. Anz. 14.
—— 98. 1. Über das Verhalten der Centralkörper bei der Histogenese der Samenfäden von Mensch und Ratte. Verh. d. Anat. Gesell. Kiel.
—— 98. 2. Über Entstehung und Schicksal der Schwanzmanschette bei der Bildung von Samenfäden. Mitt f. d. Ver. Schlesw. Holst. Ärzte.
—— 99. Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat. 54.
—— 01. Struktur und Histogenese der Spermien. Ergeb. d. Anat. u. Entw. 11.
Moore, J. E. S. 94. Some points in the spermatogenesis of Mammalia. Intern. Monatschr. f. Anat. u. Phys. XI.
Niessing, C. 96. Die Beteiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens. Arch. f. mikr. Anat. 48.
—— 00. Kurze Mitteilung über Spermatogenese. Anat. Anz. XVIII.
—— 02. Kurze Mitteilungen und Bemerkungen über Spermatogenese. Anat. Anz. XXII.
Regaud, Cl. 01. Etudes sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogenèse chez les Mammifères. Arch. d'Anat. micr. IV.
Renson, G. 82. De la spermatogenèse chez les Mammifères. Arch. de Biologie. 3.
Schoenfeld, H. 00. La spermatogenèse chez le taureau. Com. prél. Bibl. anat. VIII.
Schreiner, A. und K. E. 05. 1 et 2. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. I et II. Arch. de Biol. 21.
—— 08. Zur Spermienbildung der Myxinoiden (Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. III). Arch. f. Zellforschung. 1.
Suzuki, B. 98. Notiz über die Entstehung des Mittelstückes der Samenfäden von Selachiern. Anat. Anz. 15.
Swaen et Masquelin. 83. Etudes sur la spermatogenèse. Arch. de Biol. 4.
Van Beneden, E. et Julin, Ch. 84. (La spermatogenèse chez l'ascaride mégalocéphale. Bull. de l'Acad. de Belgique. Ann. 53.
Van Mollé J. 06. La spermiogenèse dans l'écureuil. La Cellule. 23.

Explication des figures.

Toutes les figures ont été dessinées au moyen de l'appareil d'Abbe. Objectif apochr. imm. Zeiss, 2 mm., ap. 1.30, oculaire 12. Projection à la hauteur de la platine du microscope. Éclairage à la lumière artificielle (bec Auer).

Technique: figures 1 à 28, liquide de Flemming. hématoxyline ferrique. Figures 6bis, 7bis, 8bis et 9bis, sublimé, rouge bordeaux-hématoxyline ferrique. Figure 31 (spermatozoïde pris dans l'épididyme); vapeurs d'acide osmique à 2%, hématoxyline ferrique.

Le corps chromatoïde apparaît dans toutes les figures fortement coloré en noir, l'idiozome en brun dans les préparations au liquide de Flemming. en gris bordé de noir dans celles au sublimé.

Figures 1 à 8: 1e période.

La figure 1 est prise dans la zone moyenne d'une préparation au liquide de Flemming; elle seule montre le reticulum chromatique.

Figures 9 à 20: 2e période.

Les figures 11 et 12 représentent à peu près le même stade, respectivement de face et de profil; de même les figures 18 et 18bis.

Figures 21 à 30; 3e période.

Figure 21: vue de face.

A partir de la figure 27, le spermatozoïde s'est tellement accru qu'il n'était plus possible de dessiner au même grossissement qu'une petite portion de la pièce intermédiaire.

Figure 31:

Spermatozoïde mûr pris dans l'épididyme.




1


2.

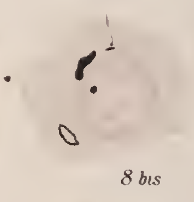

3.


4


7.

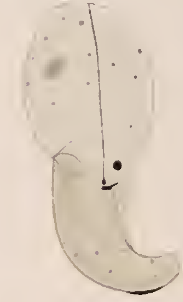

7 bis

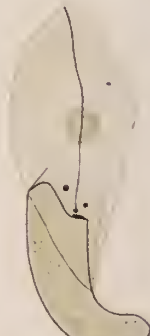

8.


8 bis


11.


12.


13


14.


18 bis


19


20


21.


22.

J Duesberg del.

Verlag von



...n in Leipzig
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

The Nucleolus and Microchromosomes in the Spermatogenesis of Hydrophilus piceus. (Linn.)

By

George Arnold.

University of Liverpool.

With plate IX—XI.

In the following pages it is proposed to describe the somatic and 1st. and 2nd. meiotic divisions in the spermatogenesis of Hydrophilus piceus. I have also followed up the changes to the formation of the spermatozoa, the results of which, it is hoped, will be published in a subsequent paper, especially in view of the fact that Hydrophilus differs materially from Cybister, as described by VOINOV ('02), which is not a distantly related species.

Recently WILSON ('05) published the results of an examination of a large number of Hemiptera, results of a very startling character. The importance which he attached to the presence of an accessory ("heterotropic") and unpaired chromosome, and of idiochromosomes of the 1st. meiotic division, in the determination of sex, and their bearing on Mendelian phenomena, rendered it very desirable that further investigations should be made, not only on other members of the Hemiptera, but on those of other orders in the Insecta.

Two seasons of careful and assiduous collecting failed to obtain sufficient numbers of the larger Hemiptera found in England, for preparation and staining. Under these circumstances, attention was turned to the subject of this paper.

Hydrophilus piceus is fairly plentiful, if local, in the South of England, and early in the year, at the beginning of May, specimens were obtained from a dealer in aquaria requisites.

The beetles were kept in a large aquarium under as natural conditions as possible[1]), with an abundance of green food, and after a week or so were killed and fixed.

[1]) Several females made cocoons, out of which all the larvae were successfully hatched.

Owing to the large size of this beetle, and its testes, the fixation of the latter was as rapid and complete as possible.

First of all, the head, legs, and wings were cut off, and the 1st., 2nd. and 3rd. dorsal segments cut away, displaying the testes as two bean shaped bodies, lying one on each side of middle line of the abdomen. These were then removed, and fixed in ZENKER, FLEMMINGS strong solution, and HERMANNS.

Stains.

The stains chiefly used were:

HEIDENHAINS Iron Alum Haematoxylin, Thionin and Bordeaux Red, Thionin and Acid Fuchsine, and the following triple stain (after mordanting with Iodine and Potassium Iodide) Saffranin, Methylene Blue and UNNA's Orange G.

The testis consist of a large number of long narrow follicles, opening into a central vas deferens, as described by BORDAS[1]. Each follicle is divided up into a varying number of cysts. The wall of each cyst ist apparently composed of the cytoplasm of a single large mother-cell[2]. The nucleus of this mother-cell is extremely rich in chromatin and very large.

The follicles ripen centrifugally, and by the end of May most of the cysts adjacent to the vas, contain ripe spermatozoa.

Generally all the cells in each cyst belong to the same generation, and show the same phase of development. However, in following the sequence of changes this condition of the cysts is not to be relied on too strongly, as in nearly all follicles, some cysts may be found containing one or more cells which are in an earlier or later stage than the rest of the cells.

The Somatic Division[3].

The divisions immediately preceding the 1st. meiotic division are frequently called the spermatogonial, but as these divisions seldom

---

1) Ann. Science Nat. Tome 11. p. 283.

2) Anat. Anz. 1899. De Bruyne.

3) Throughout this paper the same terminology will be used, as in previous papers. Owing to the confusion which may arise owing to the different terms used by various authors, the following synonimic list may be of use.

Somatic division = spermatogonial, or all divisions preceding the 1st. & 2nd. meiotic divisions.

1st. meiotic division = 1st. maturation, or heterotype division.

2nd. » » = 2nd. » or homotype division.

differ in any way from those of the cells in the soma, it is better to emphasise this similarity by giving no special name to the divisions which take place in the spermatogonia.

The resting spermatogonium (Fig. 1) has a very homogeneous cytoplasm, with hardly any trace of the fibrillar structure which becomes so distinct in the later stages, especially in the 2nd. meiotic division. Occasionally there is seen an archoplasm, which is only faintly stained with acid dyes. The nucleus is large in comparison to the whole cell, and contains a well-defined nucleolus, staining as heavily in this stage as any of the chromatin masses in the nucleus. The chromatin masses imbedded in the linin reticulum are not very numerous, but are large. A few smaller masses, mere granules almost, are also seen in the linin network.

The changes up to the formation of the spindle do not differ from those already described by various authors in a host of other animals.

A spireme is gradually formed (Figs. 2—4) and the nucleolus becomes fainter. At no time has the spireme the appearance of a single continous coil, but rather is composed of many separate threads, connected together at the commencement by very fine extensions of the linin, which eventually disappear altogether (Figs. 4 and 5).

It was not possible to count these threads and see if they agreed with the number of the somatic chromosomes, which is 30.

Eventually the threads shorten up very much, and thicken slightly, and the nuclear membrane disappears (Fig. 6). The somatic spindle stains very faintly, so much so in fact, that I have never been able to see it in the late prophases.

The nucleolus has generally disappeared entirely at the middle prophase, but it has very often done so, long before the spireme is definitely formed (Fig. 3).

Ist. meiotic division.

There is no resting stage after the final spermatogonial division, for immediately on the completion of the new nuclear membrane, the chromosomes separate apart (Fig. 8), and spreading over the linin network, assume the form of irregularly shaped chromatin masses (Fig. 9).

These masses, each of which undoubtedly represents one somatic chromosome, are next arranged in pairs (Fig. 10). The number of

pairs has been counted in a large number of cells, and is approximately 15, but as this stage is rapidly passed over, cells favourable for counting are not easily found.

It will be seen from this, that in Hydrophilus the reduction takes place before the synapsis. Another noteworthy feature is that no spireme is formed, although linin strands connect up the chromosomes with each other.

The synapsis is of long duration, and has several remarkable features.

An early stage of the same is seen in Fig. 11. The gemini gradually mass up together in the centre of the nucleus. In no cells does this contraction occur at one side of the nucleus, and since there is no real spireme, this phase in Hydrophilus has a characteristic appearance which differs from that of nearly all other animals, in which a synaptic stage has been shown to occur.

When all the gemini have contracted up to the centre of the nucleus, nearly all the linin threads have disappeared (Figs. 12 and 13). They are probably withdrawn into the synaptic aggregation, but this could not be definitely ascertained.

There is one darkly staining body, which is never contracted up with the others, (N Figs. 12—14), which is the nucleolus. It is probable that it was separated out as early as the telophase of the last spermatogonial division, but as it takes the basic stains just as heavily as any of the gemini, and possesses no distinctive shape or character until the synaptic period is almost over, it is not possible to distinguish it from any of the other deeply stained masses in the nucleus. This body, in the earlier stages is connected with the other stained masses by linin threads (Fig. 12), and has generally the shape shown in Fig. d 24 but occasionally even at this stage it assumes the shape shown in Fig. d' 24, viz: a thick uneven ring, very thin or open at two places.

When all the gemini have entered into the central contraction (Fig. 14), there is seen a mass of chromatic material in the centre of the nucleus, in which no separate entities can be distinguished even in very lightly stained aniline sections, or in sections stained with Iron-alum-haematoxylin, and subjected to long extraction.

Long loops of linin now proceed out of this mass, but are not connected with the nucleolus, which by this time is free from all the other nuclear contents, and lies on the nuclear membrane.

Figs. 15—17 illustrate the separation of the gemini. This process seems to take place by the chromatic material sliding away along one or more of the linin threads, and the latter then separate almost entirely from the original mass. These smaller masses then sub-divide again in the same way until the complete number of gemini is seen (Fig. 17).

At this stage, it is almost impossible to distinguish the nucleolus from the gemini, as these latter are crowded together. Fig. 17 was drawn from a very favourable cell, but even here, it would be difficult to decide which is the nucleolus.

Even before the gemini have quite separated out (Fig. 16), the centrosomes, the central spindle and the asters, can be seen lying outside the nuclear membrane. Before this stage, I have not been able to make out any sign of the centrosomes in the cytoplasm. The archoplasm has long since disappeared (a, Figs. 10—12).

When the chromosomes are moving up to the equatorial plane, it will be seen (Fig. 21) that the nucleolus remains outside the spindle, near one pole. It is generally nearer the pole than the equatorial plane, but it is never on a level with the latter (Fig. 18).

In a large number of cells, 30 to 40%, it is possible to distinguish on the equatorial plane, one of the gemini which is smaller than the rest, by at least a third (M Fig. 18).

It will be as well to deal with the history of this and the other gemini now, and consider that of the nucleolus later on.

This small chromosome, is undoubtedly bivalent like the others, and from its size, may be called the micro-chromosome. It is round like the others, only differing from them in size. Before this stage, it is not distinguishable from the rest of the gemini, nor do the univalent halves of which it is composed remain separate till a late period, as described by Wilson ('05) in *Anasa tristis*, *Archimerus calcarator*, *Alydus pilosulus* and *Chariesterus*.

It also differs from those types in its dividing, not before, but after the others. However, its division is not long delayed. In some cells, it seems to divide almost at the same time as the other gemini.

The other gemini assume three distinct forms. These separate forms, however, are not recognisable in the late prophase at the time the nuclear membrane is disappearing, or before it has disappeared.

In Fig. 24, a, b and c, these shapes are shown on the left, and on the right, the shapes in which they appear when just dividing. The shape figured in C. Fig. 24, shows traces of a longitudinal split, which becomes more marked when division takes place, and give it the typical tetrad shape. This split merely foreshadows the division in each half which will take place in the 2nd. meiotic division, as has been shown to occur in a large number of animals. HOLMGREN ('03) describes such chromosomes in the 1st. maturation division of *Silpha carinata*, but overlooking the well-known fact just mentioned, has jumped to the conclusion, unsupported by any other evidence, that each such chromosome is quadrivalent. The anaphase and telophase are illustrated in Figs. 20, 22, 23 and 19, and call for no special notice.

We will now return to the nucleolus. In the metaphase, it has definitely assumed the shape shown Fig. 24 d', and as remarked before, lies nearer to one of the poles than to the equatorial plane, but is outside the spindle. It moves close up to the pole by the time the anaphase sets in, and on the separation of the two daughter cells of the 1st. meiotic division, it lies extremely close to the clump of chromosomes (Fig. 23, N), and is eventually enclosed in the new nuclear membrane which is formed. There is a definite prophase, but not of long duration, which precedes the 2nd. meiotic division, and during all that period this nucleolus can be seen in half the cells, together with the nucleolus which is formed in each of the daughter cells shortly after the new nuclear membrane is formed.

Thus half the cells of the 2nd. meiotic division show in the growth-period two nucleoli (Fig. 27, n and N), and the other half only one nucleolus (Figs. 26 and 28, n). Bot these nucleoli gradually disappear, becoming fainter, and leaving no visible traces by the time the 2nd. maturation spindle is completely formed (Fig. 31). The nucleolar nature of these bodies (especially the one derived from the 1st. maturation division) is more completely proved by a series of careful counts, made over a sufficiently large number of cells in the 1st. and 2nd. meiotic divisions, from polar and lateral views.

Out of 100 counts of 1st. meiotic

85% gave . . . . . 15 gemini and the nucleolus.
7% „ over 15 „ „ „ „
8% „ under 15 „ „ „ „

Out of another 100 counts of 1st. meiotic

90%	gave		15	gemini and the nucleolus.		
3%	„	over	15	„	„ „	„
7%	„	under	15	„	„ „	„

Out of 100 counts of 2nd. meiotic

91%	gave		15	chromosomes.
6%	„	over	15	„
3%	„	under	15	„

Of the 1st. meiotic counts, only those cells were counted where the nucleolus was plainly visible, and could be distinguished from the gemini, and it will be seen that 88% show 15 gemini. The rest, over and under 15 gemini were obviously cells so cut by the microtome as to exclude, or which had sliced the two ends of some gemini.

The 2nd. meiotic also show 15 chromosomes in over 90%. Now it is evident that if the body which I have identified as a nucleolus, and which is included in the nucleus of one half the daughter cells of the 1st. meiotic division, were not a nucleolus but a chromosome, it ought to be seen in 50% of the spindle figures of the 2nd. meiotic division.

But as I have said before, all the nucleoli have completely disappeared by the time the 2nd. meiotic spindle has formed, and this fact together with the counts given above, proves conclusively that the nucleolus of the 1st. meiotic phase, is, in spite of its similarity to the gemini in its shape and behaviour, really a nucleolus, and not a chromosome, bivalent or univalent.

Foot and Strobell ('07), in their able paper on *Anasa tristis*, have already disproved the existence in that Hemipteron of a heterotropic chromosome, which should behave as described by Wilson ('05). They have shown that there is a chromosome which they identify with Wilson's heterotropic, which lags a little in its division, but it divides in both divisions, and is bivalent in the 1st. Their beautiful photographic illustrations also make it very plain that Wilson misinterpreted the true nucleolus of the prophase for an early condition of the heterotropic chromosome.

Up to the formation of the 2nd. meiotic spindle, there is a great similarity in the behaviour of the nucleolus of the 1st. meiotic division in *Hydrophilus*, and the body which Wilson calls the hetero-

tropic chromosome in the species *Archimerus calcarator* and *Banasa calva*. ('05 and '07).

Under the circumstances, and in view of Foot and Strobell's revision of *Anasa tristis*, one cannot help suspecting that in *Archimerus* and *Banasa* the so-called heterotropic or accessory chromosome is really a nucleolus.

The 2nd. meiotic division.

In the prophase of this division the chromosomes derived from the 1st. maturation division are rapidly sorted out. They are closely compacted together in the telophase of the 1st maturation division, and very little linin is visible (Fig. 25). However, as they separate apart, the linin becomes more distinct (Figs. 26—29) only to disappear again on the formation of the spindle (Fig. 30). The very distinct spindle-rest, derived from the previous division, takes acid stains rather strongly. It has not been possible to see if the centrosomes arise from this body, but by the time the spindle is just forming (Fig. 30) it has become considerably smaller, and a little denser, disappearing altogether when the chromosomes are on the equatorial plane (Fig. 31).

In a large number of polar, and in some of the side views of spindle figures, is is possible to distinguish the micro-chromosome (m Fig. 31). As in the previous division, it lags behind the others when dividing, but in this case, very much more so.

When all the other chromosomes have reached the poles, this micro-chromosome has only just begun to divide (Figs. 32 and 34).

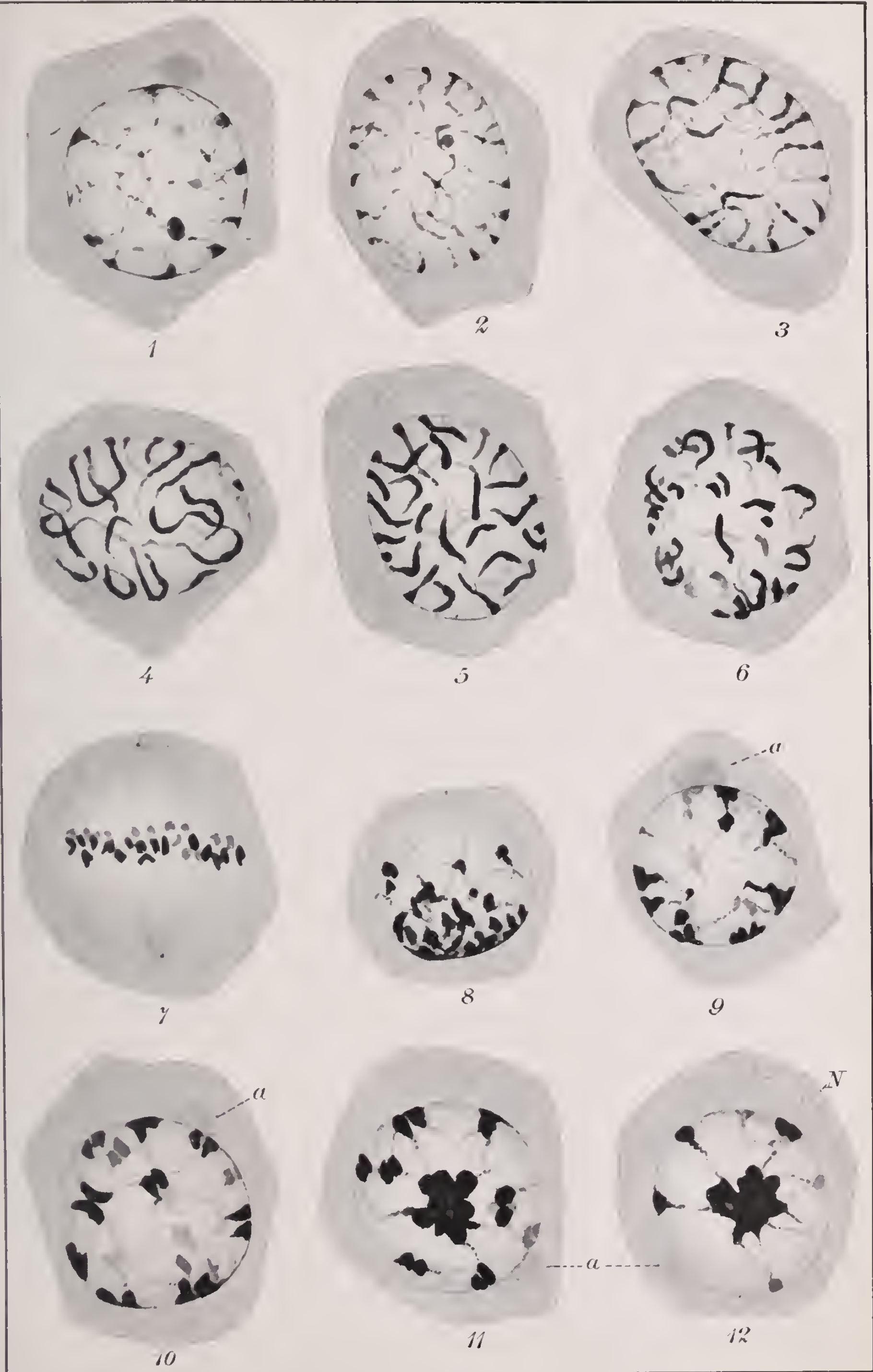
Figs. 35—37 illustrate the telophase.

Here again, the spindle-rest is very conspicuous, but instead of becoming fainter and smaller, it becomes denser, taking the acid stains very strongly. It acquires a membrane and elongates. Figs. 30 and 40 show it in two spermatids in longitudinal and transverse section, and eventually it enters into the composition of the spermatozoon tail and middle piece.

Summary.

Hydrophilus has 30 spermatogonial chromosomes, which are paired in the 1st. meiotic prophase to form 15 gemini.

In the 1st. meiotic division, in addition to the 15 gemini, there is another body which is the nucleolus.



G. Arnold, del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



G. Arnold, del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

The latter (although by its staining reaction and general behaviour resembling a chromosome which goes undivided to one pole in the 1st. meiotic division) is really a nucleolus, disappearing entirely when the 2nd. meiotic prophase has ended. There are 15 univalent chromosomes in the 2nd. meiotic division.

In both the 1st. and 2nd. meiotic divisions, there is a microchromosome, bivalent in the 1st. and univalent in the 2nd. In both cases, it lags behind the other chromosomes in division.

Bibliography.

1902. Voïnov, C. R. Paris. Spermatogenèse Cybister Roeselii.
1903. Nils Holmgren, Anat. Anz. XXII. Spermatog. Silpha carinata.
1905. E. B. Wilson, J. Exper. Zool.
—— I. The Behaviour of the Idiochromosomes in the Hemiptera, p. 371.
—— II. The paired Microchromosomes, Idiochromosomes, and Heterotropic Chromosomes in Hemiptera, p. 507.
1906. —— III. Idem. The sexual differences of the Chromosome groups in Hemiptera etc. p. 1.
1907. —— Biol. Bulletin. Vol. XII. p. 303. Note on the Chromosome groups of Metapodius & Banasa.
1907. K. Foot & E. C. Strobell, The Chromosomes in Anasa tristis. Preliminary note, Ibid. p. 119, & p. 279—316.

Explanation of the Plates.

All the drawings were made with a Zeiss 2 mm oil-imm., and 8 and 18 oculars, and again considerably enlarged on paper.

Plate IX.

Figs. 1 to 7. Somatic division.
Fig. 1. Resting spermatogonium.
Fig. 2. Spireme just forming.
Figs. 3 to 4. Further stages in the formation of the spireme.
Figs. 5 & 6. Spireme breaking up, and formation of the chromosomes.
Fig. 7. Somatic spindle.
Fig. 8. Somatic telophase.
Fig. 9. Early prophase of 1st. meiotic division.
Fig. 10. Pairing of the chromosomes to form the gemini.
Fig. 11. Earliest stage of the synapsis.
Fig. 12. A slightly later stage than Fig. 11. Nucleolus (N) just distinguishable. The archoplasm has almost entirely disappeared.

Plate X.

Figs. 13 & 14. Completion of the synapsis.

Figs. 15 to 17. Late prophases, opening out of the synaptic contraction, and separation of the gemini.

Fig. 21. Chromosomes moving up to the equatorial plane.

Fig. 18. Metaphase.

Figs. 22, 20 & 23. Anaphase.

Fig. 19. Telophase. Here the nucleolus is just about to be enclosed in the new nuclear membrane which is formed on the separation of the two daughter cells.

Fig. 24*a*, *b*, *c*. On the left, three forms of gemini. On the right, the same, when division has just commenced.

d'N. Nucleolus in the prophase condition.

d'N. » » » metaphase condition.

Plate XI.

Fig. 25. Telophase of the 1st. meiotic division.

Figs. 26 to 28. Short prophase of 2nd. meiotic division.

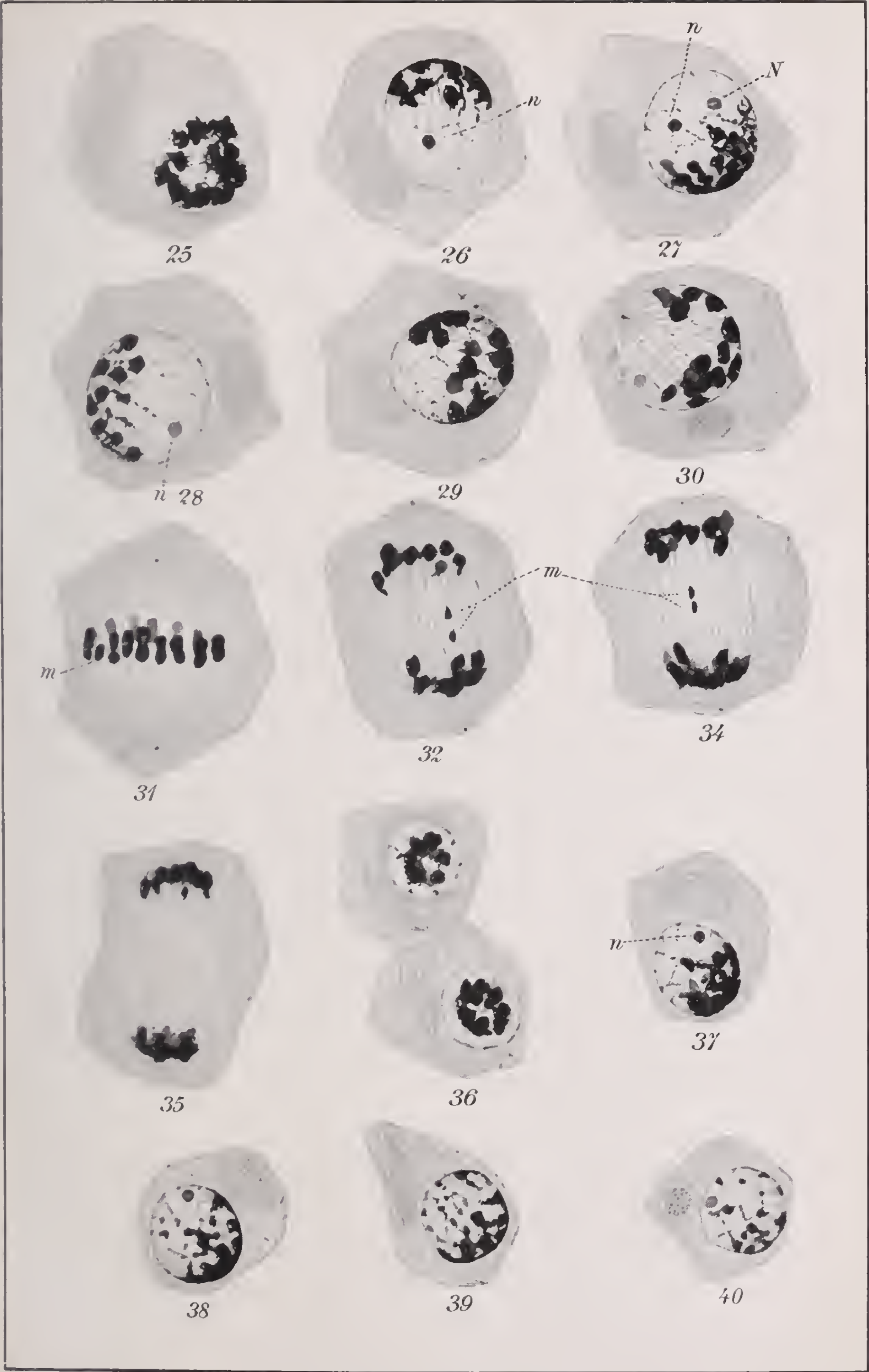
Figs. 29 to 30. Separation of the chromosomes.

Fig. 31. 2nd. meiotic spindle figure, showing the microchromosome m.

Figs. 32 to 35. Anaphase and telophase of 2nd. meiotic division.

Fig. 36. Separation of the daughter cells.

Fig. 37 to 40. Spermatids, showing the condensation of the spindle-rest.



G. Arnold, del.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Über die Secretionserscheinungen in den Zellen der plexus chorioidei des Menschen.

Von

Dr. E. A. Engel,
Assistent.

(Aus dem Anatom. Institut d. k. Universität zu Palermo, Direkt. Prof. R. Versari.)

Hierzu Tafel XII.

Die Untersuchungen über den feineren Bau der Plexus chorioidei haben, speziell seitdem in der Mikrotechnik Methoden zur Verfügung stehen, welche gestatten, die morphologischen Einzelheiten und Veränderungen darzustellen, wie sie sich in der Zelle während deren funktionellen Tätigkeit abspielen, dargetan, daß den Elementen, welche die Oberfläche dieser Gebilde bekleiden, eine secretorische Tätigkeit zugesprochen werden muß. Diese histologischen Befunde haben in den Ergebnissen der Versuche betreffs des Übertrittes in den liquor cerebrospinalis von gewissen unter die Haut eingespritzten Substanzen und in denjenigen der biochemischen Untersuchungen über die Zusammensetzung des liquor eine Bestätigung erfahren: Es sind die erhärteten Tatsachen derart, daß es nicht mehr zulässig ist, diese Flüssigkeit als ein einfaches Transsudat anzusehen (Blumenthal)[1].

Unter den Studien über den Bau der Plexus chorioidei wird es genügen, diejenigen Arbeiten anzuführen, welche mit dem hier zu besprechenden Gegenstande in näherer Beziehung stehen.

---

[1] Blumenthal. Über die cerebro-spinale Flüssigkeit. Ergebn. d. Physiol. I. Jahrg. I. Abt. 1902.

Luschka[1]) hat in den epithelialen Zellen der Plexus chorioidei hyaline Kügelchen gesehen, welche dann aus den Elementen ausgestoßen werden.

Findlay[2]) hat ähnliche Beobachtungen gemacht und deutete diese Vorkommnisse als Zeichen einer secretorischen Tätigkeit der Zellen.

Petit et Girard[3])[4]) haben die Phasen der secretorischen Tätigkeit der epithelialen Zellen der Plexus chorioidei bei verschiedenen Tieren (Meerschweinchen, Kaninchen, Hund) und beim Menschen studiert. Ihre Beschreibungen beschränken sich aber ausschließlich auf die bei Tieren gemachten Beobachtungen und hauptsächlich auf die beim Meerschweinchen aufgedeckten Befunde. In den epithelialen Zellen der Plexus chorioidei dieses Tieres beschreiben die beiden Autoren zwei Zonen: Eine basale körnige, welche den Kern enthält und eine distale oder apikale, hyaline. In den Schnitten, die von in Boninscher Flüssigkeit fixiertem Material stammen (die AA. rühmen dieses Fixierungsmittel als das einzige, welches sich für ihre Zwecke als geeignet erwies), haben die beiden Forscher in den basalen Zellteilen fuchsinophile Granula aufgefunden, welche durch feinste, kaum wahrnehmbare Fädchen zu einem Netzwerke verbunden erschienen. Die distalen, hyalinen Zellzonen zeigen »sehr verschiedenes Aussehen«, das mit dem der oben in Kürze beschriebenen, »der basalen Zellteile im schärfsten Kontraste erscheint, wenn die distalen hyalinen Zonen das Aussehen einer blasigen Masse angenommen haben.«

Unter dem Einflusse von verschiedenen Substanzen (Muscarin, Äther) bilden sich nach den Beobachtungen der beiden Autoren auch noch hyaline Kügelchen, welche sie als Zeichen einer gesteigerten secretorischen Tätigkeit der Elemente deuten, während sie in einer früheren Arbeit angenommen hatten, daß diese Formationen, welche den von Luschka und Findlay beschriebenen Gebilden zu entsprechen scheinen, als von cadaverösen Veränderungen abhängig zu erachten seien. —

---

1) Luschka. Die Adergeflechte des menschlichen Gehirns. 1855.

2) Findlay. The *choroïd plexus* of the lateral ventricles of the brain; their histology normal and pathological. Journ. of Neurology 1897.

3) Petit et Girard. Processus sécrétoire dans les cellules de revêtement des *plexus choroïdes* des ventricules latéraux, consécutives à l'administration de la muscarine et de l'éther. Compt.-rend. de la soc. de Biolog. Paris. T. 53. 1901.

4) Dieselben. Sur la fonction sécrétoire et la morphologie des *Plexus choroïdes.*

Imamura Shinkichi[1]) bespricht in einer Arbeit den allgemeineren Bau der Plexus chorioidei des Menschen. Die wohlbekannten glänzenden Körperchen in den epithelialen Zellen des Plexus geben nach seinen Beobachtungen mit Überosmiumsäure eine Reaktion, die sie als aus einer fettähnlichen Substanz bestehend erkennen läßt; aber diese fettigen Körnchen können auch eine Pigment-Metamorphose eingehen. —

Loeper[2]) hat, ebenfalls beim Menschen in den Zellen der Oberfläche der Plexus chorioidei, neben Glykogentropfen und oft Pigmentkörnern, auch noch feinere und gröbere Körnchen aufgefunden. Diese nehmen manchmal Morulaform an. Sie sind in Äther löslich, aber mit Überosmiumsäure färben sie sich nicht tiefschwarz. Deshalb nimmt Loeper an, daß sie aus einem fettähnlichen Körper aufgebaut sein müssen.

Schläpfer[3]) hat über die Funktion und den Bau der Plexus chorioidei Studien gemacht. Neben vergleichend-anatomischen Untersuchungen über deren Entwicklungsgrad im Verhältnis zur Entwicklung des Gehirns gibt er Befunde wieder, die er mittels der vitalen und supervitalen Färbmethoden speciell bei Kaltblütern (*Rana*) erzielte. In den Zellen der Plexus chorioidei dieses Tieres fand Schläpfer mit den angeführten Methoden Secrettröpfchen auf, von welchen er angibt, daß sie ein albuminoides Centrum und eine lipoide Hülle besitzen.

Schon vor mehreren Jahren hatte Galeotti[4]), anläßlich einer vergleichend-anatomischen Studie über das Gewölbe des Dienkephalon sein Augenmerk auch auf die Zellen der Plexus chorioidei gerichtet und die Secretionserscheinungen in denselben mittels seiner Granulafärbemethode dargestellt. Sein Material stammt meist von niedrigen Wirbeltieren; unter den Säugern untersuchte er Kaninchen und *Mus*

---

1) Imamura Shinkichi. Beiträge zur Histologie des *plexus chorioideus* des Menschen. Arb. aus d. Neurol. Inst. zu Wien. 1902.

2) Loeper. Sur quelques points d'histologie normale et pathologique des *plexus choroïdes* de l'homme. Compt.-rend. de la Soc. de Biolog. Paris. T. 56. 1904.

2) Derselbe unter dem gleichen Titel. Arch. de médecine expérim. et anat. pathologique. Année 16. 1904.

3) Schläpfer. Über den Bau und die Funktion des *plexus chorioideus*. Zieglers Beitr. z. allg. Patholog. und pathol. Anat. Supplementband 1905. Festband für Arnold.

4) Galeotti. Studio morfologico e citologico della volta del diencefalo in alcuni vertebrati. Rivista di patologia mentale e nervosa. 1897.

decumanus albus. Galeotti beschreibt drei verschiedene Arten von Vorgängen, durch welche sich die Zelltätigkeit in den epithelialen Elementen der Plexus äußert. Es treten im Protoplasma hyaline Tröpfchen auf. Sie vergrößern sich auf ihrem Weg durch den Zellleib bis zu dessen freien Saume, woselbst sie dann aus dem Elemente austreten. Daneben finden sich fuchsinophile Granula, welche ihren Ursprung im Kerne haben. Aus diesem treten sie in das Protoplasma über, in welchem sie, etwas an Größe zunehmend gegen die freie Oberfläche der Zelle hinziehen, um schließlich an derselben auszutreten. Als dritte Art der Secretionserscheinungen beschreibt Galeotti die Plasmosome. Es sind ziemlich grobe basophile Körner. Sie stammen vom Kernkörperchen ab, das aus dem Kerne in das Protoplasma übertritt. Auch diese basophilen Körnchen wachsen im Zellkörper; oftmals zerfallen sie in feinere Körnchen. Endlich verlassen sie die Zelle an deren freiem Saume.

Überdies fand Galeotti in den epithelialen Zellen der Plexus chorioidei noch Vacuolen, die hauptsächlich in den apicalen Zellteilen vorkommen. Schließlich erwähnt er noch ein Pigment, das sich in diesen Elementen bildet. —

Unlängst ist eine Arbeit von Francini[1]) erschienen. Sie befaßt sich mit den Secretionserscheinungen in den epithelialen Zellen der Plexus chorioidei des Frosches, Kaninchens, Hundes und speciell des Meerschweinchens. Nach den Beobachtungen dieses Autors, welche hauptsächlich mittels der vitalen und supervitalen Färbemethoden angestellt worden sind, äußert sich die secretorische Tätigkeit der epithelialen Zellen der Plexus chorioidei folgendermaßen. In der Umgebung des Kernes, welcher von einem hellen Hofe umschrieben ist, finden sich im Protoplasma feinere und gröbere Körnchen. Auch treten im Zellkörper ziemlich große hyaline Tröpfchen auf. Diese sind scharf begrenzt und von einem stärker färbbaren Saume umgeben. Im Protoplasma der Zellen finden sich auch Vacuolen. Auf Grund der hier angedeuteten Befunde und auf Grund der Ergebnisse von Versuchen mit secretionssteigernden und sekretionshemmenden Stoffen (im ersteren Falle zeigt sich eine Zunahme der Körnchen, im letzteren eine Abnahme derselben und ein häufigeres Auftreten der oben angedeuteten Tröpfchen mit stärker gefärbtem Saume) kommt Francini zu dem Schlusse, daß in den Zellen der Plexus chorioidei

---

[1]) Francini. Sulla structura e la funzione dii *plessi coroidei.* Lo sperimentale. anno 61. Fasc. IV. August 1907.

zwei verschiedene Formen von Secretionserscheinungen unterschieden werden können: Die eine äußert sich durch das Auftreten der Tröpfchen, die sich im Protoplasma bilden, die andere durch die Bildung von Körnchen, die im Kerne ihren Ursprung haben. Die Tröpfchen würden sodann die Körnchen durchtränken, so daß die Substanz derselben schließlich jene stark färbbaren Säume um die Tröpfchen bilden würde. Nach dem Austritte der Gebilde aus dem Zelleibe bleiben in demselben Vacuolen zurück. —

Aus den hier kurz angeführten Arbeiten ist ersichtlich, daß die Kenntnisse über die feineren Verhältnisse im Bau der epithelialen Zellen der Plexus chorioidei, welche im Zusammenhange mit der secretorischen Tätigkeit derselben erscheinen, beim Menschen manche Lücke aufweisen.

Deshalb sind vorliegende Untersuchungen eingeleitet worden in der Hoffnung, an Hand der Ergebnisse, welche die Anwendung geeigneter Untersuchungsmethoden liefern, einiges über die Art und Weise, in welcher sich die Tätigkeit der Elemente der Plexus chorioidei äußert, auch beim Menschen klar legen zu können. —

Zu diesem Zwecke habe ich Plexus chorioidei von Neugeborenen, Kindern und Erwachsenen untersucht, mich zur Darstellung der Granula der Methoden von Altmann, Heidenhain und Galeotti bedienend. In der Beschreibung der Befunde halte ich mich hauptsächlich an die nach Galeotti behandelten Präparate, welche die vollständigsten Bilder aufweisen. In diesen Präparaten findet man in den Zellen, welche die Oberflächen der Plexus chorioidei bekleiden, zweierlei Arten von Granula. Die einen nehmen das Fuchsin S. kräftig an, die andern färben sich mit dem Methylgrün, sind also basophil.

Die fuchsinophilen Granula sind an Größe ziemlich gleichmäßig. Ihre Anordnung und Zahl in den Zellen aber ist sehr verschieden. Es finden sich Zellen, die in ihrem ganzen Körper verstreut eine größere Zahl von diesen Granula aufweisen, neben anderen Elementen die nur eine geringe Zahl der Körnchen, in bestimmten Zonen des Zelleibes führen. Schließlich findet man auch Zellen, die der fuchsinophilen Granula vollkommen entbehren. Bezüglich der Zellen, die nur eine geringe Zahl von Granula enthalten, möchte ich das Augenmerk zuerst auf diejenigen lenken, in welchen die fuchsinophilen Körnchen im basalen Teile des Zellkörpers liegen. Man findet in diesem Falle die Körnchen manchmal in sehr geringer Zahl und nur hinter dem Kerne, zwischen diesem und dem Fuße der Zelle gelagert (siehe Fig. I, Zelle 2).

In anderen Zellen, in welchen die Körnchen immer noch spärlich sind, findet man sie auch seitwärts von dem Kerne liegend auf. (Fig. 2, Zelle 3.) Alle diese Elemente sind gewöhnlich nicht sehr hoch. (Es muß bei dem Vergleiche selbstverständlich darauf Rücksicht genommen werden, daß die auf den Zellenteilen der Plexus aufsitzenden Zellen durchschnittlich eine kubische oder cylindrische Form besitzen, während man anderwärts an der Plexusoberfläche abgeplattete Elemente findet.) Der Kern liegt in dem basalen Zellteile, dem Zellfuße mehr oder minder genähert. Er ist rundlich und weist in seinem Innern neben einem deutlichen Chromatinnetz eine wechselnde Zahl von feinsten, vom Fuchsin rotgefärbten Körnchen auf. Außer diesen finden sich in demselben auch 1—3 ebenfalls rot gefärbte Blöckchen von unregelmäßiger Gestalt und meist ein grün tingiertes Kernkörperchen.

In anderen Zellen, die sich von den obenbeschriebenen an Größe und Form unbedeutend unterscheiden, findet man die roten Granula im Protoplasma in größerer Zahl. Der Kern liegt meist etwas weiter gegen die Mitte der Zelle zu. Es macht den Eindruck, als hätten die in den basalen Zonen der Zelle, hinter dem Kerne angehäuften Granula diesen nach außenhin gedrängt. (Fig. 2, Zelle 4.) Aber die Körnchen können auch, wie andere Elemente beweisen, den ganzen Zelleib ausfüllen (Fig. 2 und 3, Zellen 4, 5 und 6). Auch in diesen Elementen sind die Kerne verhältnismäßig groß, rund und gegen die Mitte der Zelle zu gelagert. Ihr feinerer Bau hat gegenüber denjenigen der weiter oben beschriebenen Zellen einige Veränderungen durchgemacht. Die roten Blöckchen sind aus dem Kerne verschwunden und allmählich auch die feinen roten Körnchen; der ganze Kern hat ein blasiges Aussehen angenommen.

Die im Protoplasma gelegenen fuchsinophilen Granula können aber auch dichter gedrängt liegen (Fig. 3, Zelle 7), ja man kann Zellen auffinden, welche ihre annähernd kubische oder cylindrische Gestalt in eine bläschenförmige umgeändert haben. (Fig. 1, Zelle 8.) In diesen Elementen ist der Kern klein, stark gefärbt und läßt in seinem Innern den feineren Bau nicht mehr genau erkennen; so scheint es, als wäre er zusammengedrückt worden. Dieses Bild wird noch charakteristischer, wenn sich alle Körnchen im Protoplasma allmählich vor den Kern gelagert haben und dieser so gegen den Fuß der Zelle angedrückt erscheint. (Fig. 1, Zelle 8.)

Aber mit der Zunahme an Zahl verändern sich die fuchsinophilen Körnchen auch etwas an Größe und Gestalt. In den vom Kerne

am weitesten entfernten Teilen der Zelle, hauptsächlich gegen den freien Zellsaum hin, findet man in den an Körnchen reichen Elementen auch Granula, die etwas größer sind als die anderen. Bei stärkerer Vergrößerung erscheinen diese größeren Granula nicht wie die eigentlichen, feineren Granula, stark und gleichmäßig gefärbt.

In der Mitte ist ihre Farbe etwas heller, während ihr Rand intensiv und dunkel erscheint; so sehen sie winzigen Bläschen oder Tröpfchen sehr ähnlich. —

Die mit Fuchsin färbbaren Granula erscheinen in anderen Zellen mehr oder minder geschwunden. Meist ist die Verringerung ihrer Zahl in den basalen Zellteilen am bemerklichsten. Die Kerne rücken allmählich wieder etwas vom Zellfuße ab nach der Mitte der Zelle zu. So kann man Zellen auffinden, in denen der basale Teil des Protoplasma nur den Kern enthält, während die apicalen Zonen noch sehr reich an fuchsinophilen Granula erscheinen (Fig. 3, Zelle 9).

In den Zellen mit einer ähnlichen Anordnung der Granula finden sich den eigentlichen Körnchen jene tröpfchenähnlichen Gebilde oft in verhältnismäßig großer Zahl beigemischt, und zwar so, daß die kleinsten, am stärksten gefärbten Körnchen dem Kerne am nächsten liegen. Auch in den apicalen Zonen der Zellen werden dann die Granula spärlicher, bis man schließlich in manchen Zellen nur noch gegen den freien Zellsaum zu ein kleines Häufchen derselben auffindet. (Fig. 1, Zelle 10.)

In all diesen Zellen sind die tröpfchenartigen Gebilde verhältnismäßig zahlreich. Sie erscheinen oft nicht scharf begrenzt, um so mehr, da sie sich etwas weniger intensiv färben, je größer sie sind und zugleich das Protoplasma in ihrer Umgebung oft einen schmutzig roten Farbenton annimmt, als wäre es von dem mit Fuchsin färbbaren Stoffe der Granula oder Tröpfchen imbibiert worden (Fig. 3, Zelle 11).

So kann man bei schwächerer Vergrößerung den Eindruck bekommen, als liege vor dem Kerne in dem apicalen Zellteile ein großes wölkchenähnliches Gebilde. Bei stärkerer Vergrößerung aber lassen sich in demselben die Tröpfchen als hellere, von einem dunklen Saume umgebene, und die eigentlichen Körnchen als intensiv rot gefärbte Pünktchen auffinden. Dieses scheint mir zugleich dafür eine Gewähr zu sein, daß es sich in diesen Fällen nicht einzig um cadaveröse Veränderungen oder Kunstprodukte, z. B. von mangelhafter Fixierung herrührend, handle. —

Schließlich verschwinden aus den Zellen auch die letzten Spuren der Körnchen, der Tröpfchen und der schmutzig roten Färbung des

Protoplasma. Nur eine oft recht beträchtliche Zahl von kleinen Vacuolen bleibt zurück. Vacuolen treten aber auch in den vorher beschriebenen Zellen mit einer bereits erheblich verringerten Zahl von Granula auf.

Die Kerne der Zellen, in welchen die Zahl der fuchsinophilen Granula geschwunden ist, nehmen nach und nach ihr ursprüngliches Aussehen wieder an: sie werden größer, es treten das Chromatinnetz, die roten Blöckchen und die feinen roten Körnchen allmählich in ihrem Innern wieder auf.

Die andern Granula, welche sich nach der Methode von Galeotti mit dem Methylgrün färben und sich also basophil verhalten, sind an Größe, Zahl und Anordnung in den Zellen von den oben beschriebenen fuchsinophilen sehr verschieden. Sie sind meist bedeutend größer, finden sich aber in viel geringerer Zahl vor. Die Zellen in welchen sie angetroffen sind, beherbergen ihrer meist nur 1—3 (Fig. 3, Zelle 6 und 11). Selten nur konnte ich mehr in einer Zelle auffinden. Die Form dieser Granula ist rundlich; manchmal nehmen sie die Gestalt einer Morula an, die von 4—6 mehr oder minder innig verschmolzenen kleinen Kügelchen zusammengesetzt erscheint. In anderen Zellen kann man etliche kleinere grüne Kügelchen oder Körner nahe bei einander liegend auffinden: es scheint, als sei ein größeres Gebilde in kleinere zerfallen. Die Körner, welche zu mehreren in einer Zelle liegen, sind meist kleiner. Die Größten finden sich in den Zellen, die nur ein oder zwei der basophilen Granula enthalten. Es ist mir in einigen Fällen gelungen, den Ursprung dieser Granula aus dem Kerne zu verfolgen. Der Kern zeigte eine Ausbuchtung der Kernmembran in Form von einem winzigen Trichterchen, das nach außen offen zu sein schien. An der Spitze dieses Trichters, und zuweilen schon halb im Protoplasma gelegen fand sich das Kernkörperchen. —

Auch die basophilen Granula wie die fuchsinophilen werden an dem freien Zellsaume aus dem Zellkörper ausgestoßen. Ein Teil der gröberen Vacuolen, die man in den apicalen Zellzonen finden kann, zeigen wohl die Lage dieser Granula an.

Beide Arten dieser hier beschriebenen Granula, sowohl die fuchsinophilen als die basophilen, kann man in den kubischen oder cylindrischen Zellen der Oberfläche der villi und auch in den anderen abgeplatteten epithelialen Zellen der Plexus finden, während aber die fuchsinophilen Granula immer in sehr großer Zahl, wenn auch von Zelle zu Zelle in sehr wechselnder Menge und Anordnung aufzufinden

sind, scheinen die Schwankungen im Reichtum der Zellen der Plexus an basophilen Körnern sehr bedeutend zu sein. In manchen Präparaten konnte ich in jeder vierten bis sechsten Zelle ein oder mehrere Plasmosome sehen, in anderen Fällen hingegen gelang es mir selbst nach Durchsuchung vieler Präparate nicht, basophile Granula festzustellen. Inwiefern diese Befunde mit einer Schwankung in der secretorischen Tätigkeit der Plexuszellen in Verbindung zu setzen sein kann, muß ich dahingestellt sein lassen. Nur möchte ich andeuten, daß, wo die Plasmosome besonders zahlreich waren, die Zellen meist in vorgerückten Phasen der Elimination der fuchsinophilen Granula sich befanden. —

Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, daß mit der Heidenhainschen Eisenhämatoxylinfärbung alle Granula schwarz erscheinen. Ich bemerke, daß mir diese Färbemethode nur dann Ergebnisse geliefert hat, welche mit denjenigen der nach Galeotti behandelten Schnitte vergleichbar sind, wenn die Fixierung in Flemmingscher Flüssigkeit vorgenommen worden war.

Außer diesen beiden Arten von Granula, den fuchsinophilen und den basophilen konnte ich in einzelnen Fällen in den Zellen der Plexus noch andere Gebilde auffinden. Es handelt sich um kleinere oder größere kugelige Formationen, welche manchmal in ihrem Innern ein helles Centrum einschließen. Öfters sind sie zu mehreren dicht beieinander gelagert und nehmen so die Form einer Morula an, welche an Größe den Kern der Zelle um ein Beträchtliches übertreffen kann. Diese Gebilde scheinen aus einem fettartigen Stoffe zu bestehen: sie sind in Alkohol und Äther löslich und mit Überosmiumsäure nehmen die peripheren Teile einen grauen und bräunlichen Ton an. Tinctoriell unterscheiden sie sich von den anderen beschriebenen Körnern dadurch, daß sie die Farbe nicht angenommen haben. Man kann diese grauen oder graubraunen Kügelchen meist mit einem hellen Centrum, neben intensiv rot gefärbten fuchsinophilen und grün tingierten basophilen Granula auffinden.

Meine Befunde gestatten mir nicht, genaueres festzustellen. Ich glaube aber, daß nach dem ebengesagten die Annahme, daß es sich um Kunstprodukte, durch eine mangelhafte Fixierung und Färbung oder um cadaveröse Veränderungen handeln könnte, zurückgewiesen werden darf. Ebenfalls fehlt mir irgend welcher Befund, der auf einen pathologischen Vorgang hinwiese. —

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen kurz zusammenfassend, kann man zu folgenden Schlüssen kommen.

Es lassen sich in den epithelialen Zellen der Plexus chorioidei des Menschen mit geeigneten Methoden Structureigentümlichkeiten darstellen, welche als Ausdruck einer secretorischen Tätigkeit aufgefaßt werden dürfen. Sie bestehen in dem Auftreten von Granula im Zelleibe, welche sich fuchsinophil und basophil verhalten.

Die verschiedene Zahl und Anordnung der Granula in den Elementen, die Veränderungen in der Form der Zellen, in der Lage und im feineren Bau des Kerns müssen als Ausdruck der Phasen eines Secretionsprozesses gelten.

Erklärung der Figuren auf Tafel XII.

Epitheliale Zellen von der Innenfläche der *plexus chorioidei* des Menschen (*pars villosa*) in verschiedenen Phasen ihrer funktionellen Tätigkeit.

Fig. 1. Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Fixierung in Flemmingscher Flüssigkeit.

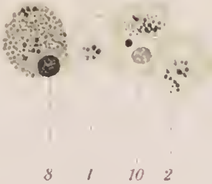
Zelle 1 im Ruhezustande. Zelle 8 auf dem Höhepunkte der secretorischen Tätigkeit. Obj. Zeiss 2 mm. apochr. hom. im. ocul. Zeiss comp. 6.

Fig. 2. Färbung nach Galeotti. — Obj. Zeiss 2 mm. apochr. hom. im. Ocul. comp. 8.

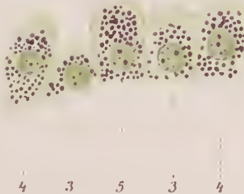
Fig. 3. Färbung nach Galeotti. Zelle 6 u. 11 enthalten basophile Granula. (Plasmosome.) Zelle 6 eine große Vacuole.

(Der Umriß der Zellen ist leicht schematisiert.)

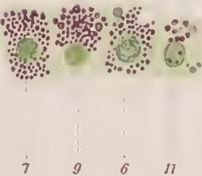
1



2.



3.



Engel gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Chromosomenstudien.

II. Heterotypische Mitose als Reifungscharakter. Nach Untersuchungen an Nereis limbata Ehlers, Thalassema mellita Conn. und Cerebratulus lacteus Hubr.

Von

Kristine Bonnevie
(Kristiania).

Mit Tafel XIII—XIX und 23 Textfiguren.

In einer vorläufigen Mitteilung (Bonnevie 1907) habe ich die während der Reifung und Furchung der *Nereis*-Eier zum Vorschein tretenden Chromosomenverhältnisse kurz dargestellt. Als Hauptresultat habe ich die Tatsache hervorgehoben, daß die heterotypischen Charaktere der ersten Reifungsteilung, die für eine Beurteilung der Reifungsvorgänge eine so große Rolle gespielt haben, nicht nur in dieser Mitose vorgefunden werden, sondern daß sie in den Furchungsteilungen von *Nereis* wieder, und zwar in allen Phasen der Mitose, zum Vorschein kommen. — Auf dem Zoologenkongreß zu Boston im August 1907 ist eine Reihe der für diese Untersuchungen zugrunde liegenden Präparate demonstriert, und ihre wesentlichen Resultate sind in einem Vortrag veröffentlicht worden.

Nach dem Erscheinen meiner vorläufigen Mitteilung ist auch von Häcker (1907) auf Grundlage zum Teil schon früher veröffentlichter Beobachtungen der Satz ausgesprochen worden (S. 109) »daß in der heterotypischen Teilung speziell des Salamanderhodens eine Anzahl von Erscheinungen zusammengehäuft sind, welche zum allergrößten Teil auch bei anderen Teilungsschritten angetroffen werden«.

Mit dem Nachweis eines heterotypischen Charakters der Mitose auch außerhalb der Reifungsteilungen ist der wichtigste Beweis einer

allgemein auftretenden Reduktionsteilung hinfällig geworden. — Da ich bei *Nereis*, wie früher bei *Enteroxenos* (Bonnevie 1905, 1906), auch keine andern Beweise einer Reduktionsteilung vorfinden konnte, habe ich beide Reifungsteilungen als Äquationsteilungen auffassen müssen, deren Aussehen jedoch durch die heterotypischen Charaktere der Chromosomen beeinflußt worden ist.

In einer soeben erschienenen Arbeit hat sich Vejdovsky (1907) auf Grundlage seiner interessanten Beobachtungen über Oligochaeteneier dieser Auffassung angeschlossen. — Auch Fick (1907), Meves (1907) und Duesberg (1908) haben sich zu der Annahme einer allgemein auftretenden Reduktionsteilung ablehnend gestellt.

Die in meiner vorläufigen Mitteilung dargestellten Resultate waren aus Material gewonnen, das mir von Herrn Professor E. B. Wilson gütigst überlassen worden war. — Im Sommer 1907 wurde mir dann auch durch die Freundlichkeit von Herrn Professor Frank Lillie die Gelegenheit geboten, an der biologischen Station zu Wood's Hole, Mass, frisches Material von *Nereis*-Eiern einzusammeln, um an demselben meine früheren Resultate prüfen und etwa vorhandene Lücken ausfüllen zu können. Die Resultate meiner erneuerten und erweiterten Untersuchung sollen in dieser Arbeit niedergelegt und mit den Verhältnissen andrer Formen verglichen werden.

Mit Bezug auf die Frage nach der Existenz einer Reduktionsteilung habe ich bei allen von mir untersuchten Objekten meine frühere Auffassung bestätigt gefunden. — In betreff dieser Frage wird es daher hier genug sein auf die Auseinandersetzungen meiner vorläufigen Mitteilung hinzuweisen. Nur bei Besprechung der Literatur werde ich auch in dieser Abhandlung die Alternative Reduktions- oder Äquationsteilung gelegentlich diskutieren müssen.

Die Aufgabe dieser Arbeit wird es sein, die heterotypischen Charaktere der Mitose zu analysieren, indem sowohl ihr gesetzmäßiges Zusammenwirken als auch das Verbreitungsgebiet jeder einzelnen derselben untersucht werden soll: — Meine Resultate werden unter folgender Gruppierung dargestellt:

Kap. A.: Beobachtungen.

Nereis limbata, Ehlers.
Thalassema mellita, Conn.
Cerebratulus lacteus, Hubr.

Kap. B.: Diskussion.

Heterotypische Charaktere der Chromosomen.
Prophasenstrukturen.
Metaphasenstrukturen.
Anaphasenstrukturen.
Karyomerenbildung und Chromatinstrukturen des Kerns.
Heterotypische Mitose als Reifungscharakter.

Kap. A: Beobachtungen.

Nereis limbata Ehlers (Taf. XIII—XVII).

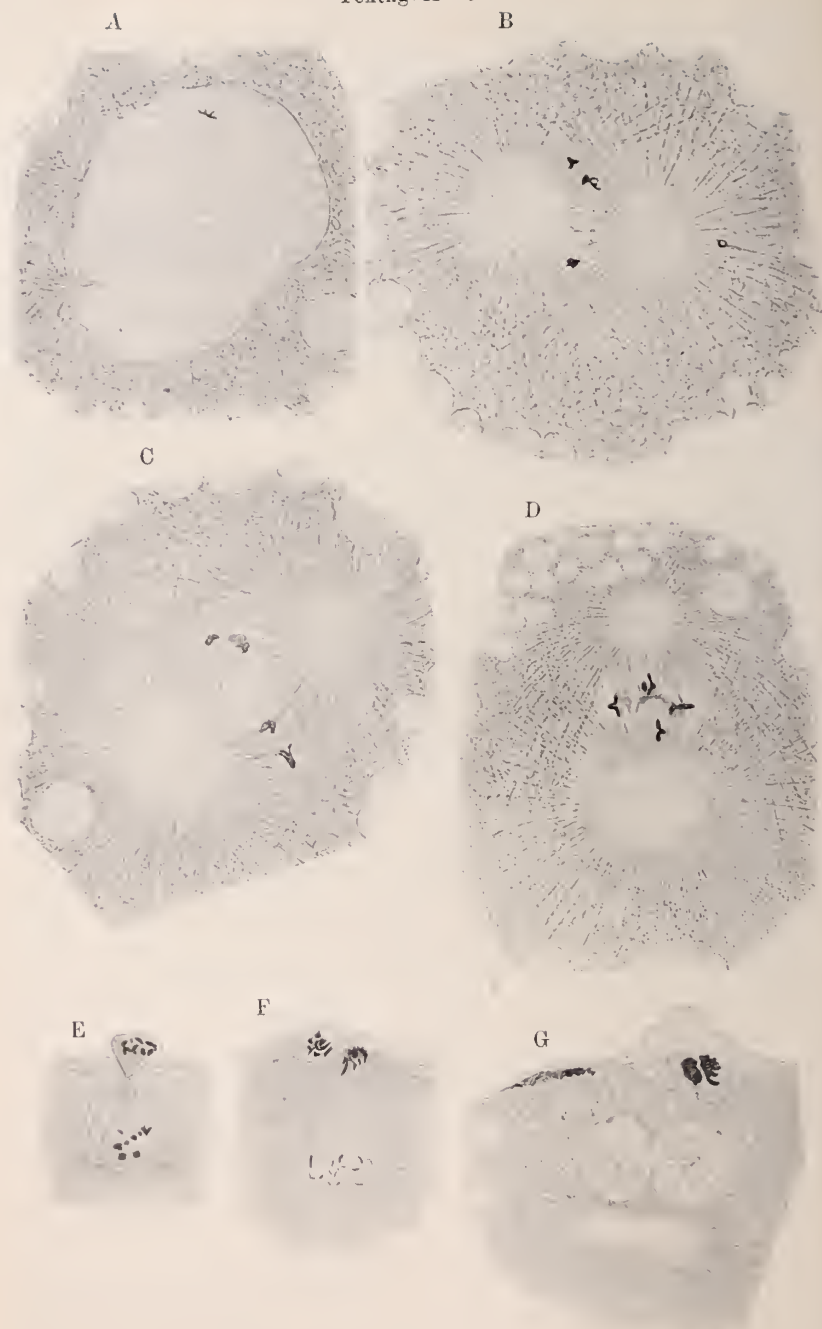
Nach künstlicher Befruchtung, die — wie schon von E. B. Wilson (1897) konstatiert — am Abend vorgenommen werden muß, wurden die sich entwickelnden *Nereis*-Eier (im Laufe der folgenden Nacht) serienweise in Flemmings und Bouins Flüssigkeiten und in Picrin-Essigsäure fixiert. — Die später verfertigten Schnittserien sind mit Eisen-Hämatoxylin gefärbt worden.

Eine Untersuchung dieses neuen Materials hat, wie schon erwähnt, in allen wesentlichen Punkten meine früheren Resultate bestätigt. — Auf einem Punkte möchte ich jedoch zu meiner vorläufigen Mitteilung eine ausfüllende Bemerkung hinzufügen.

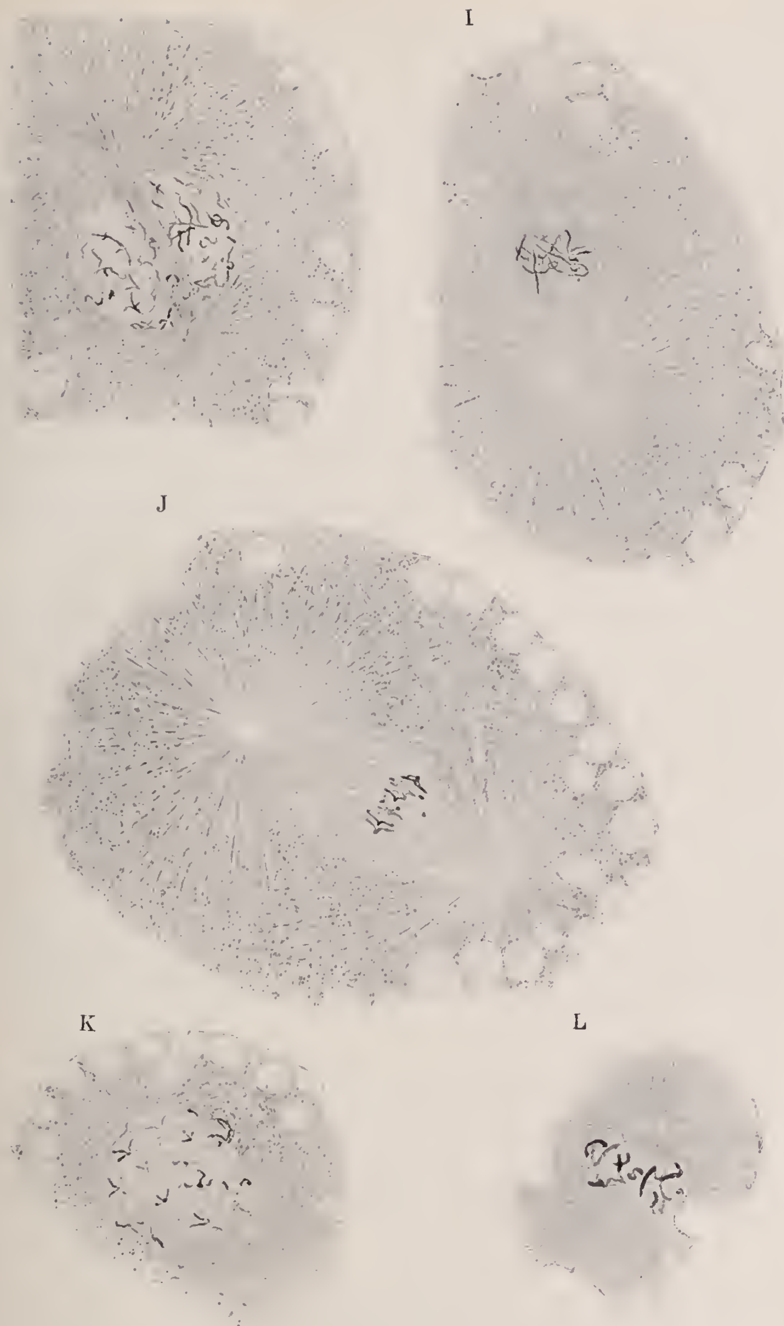
Unter den Würmern, die am Abend zu Tausenden auf der Meeresoberfläche herumschwimmen, lassen sich zwei Varietäten, eine größere und eine kleinere, unterscheiden. — Sie sind äußerlich nicht scharf voneinander getrennt, und bei einer oberflächlichen Betrachtung läßt sich oft nicht entscheiden, ob die eine oder andre Varietät vorliegt. Die Eier beider Varietäten unterscheiden sich aber sowohl in betreff ihrer Größe als auch mit Bezug auf die Dicke ihres Schleimmantels von einander. — Ein Vergleich meines neuen Materials mit dem mir früher von Professor E. B. Wilson überlassenen ergiebt nun, daß die in meiner vorläufigen Mitteilung beschriebenen späteren Furchungsstadien (7—$15^1/_2$ Stunden nach der Befruchtung) einer Serie großer Eier angehören, während sich die Beschreibung der früheren Stadien auf kleine Eier bezieht.

Die Furchung der großen und der kleinen Eier scheint äußerlich völlig gleich zu verlaufen. Mit Bezug auf die Chromosomenverhältnisse unterscheiden sich jedoch beide Varietäten insoweit voneinander, als der heterotypische Teilungsmodus in den großen Eiern erheblich länger bewahrt wird als in den kleinen. So werden heterotypische Metaphasenbilder in den großen Eiern bis zu 11 Stunden nach der

Textfig. A—G.



Übersichtsbilder nacheinanderfolgender Stadien der Reifungsteiluugen in *Nereis limbata.* A—D erste, E—F zweite Reifungsteilung, G Vorkerne. A 8′, B 15′, C 20′ D 25′ E—G 35—60′ nach der Befruchtung.



Übersichtsbilder aus der Furchung von *Nereis limbata.* H—I erste, K dritte, L eine später erfolgende Furchungsteilung. I 60—65′, J 66′ K 75′ L ca. 3 St. nach der Befruchtung.

Befruchtung noch recht häufig vorgefunden, während sie in den kleinen schon 4—5 Stunden nach der Befruchtung nicht mehr nachzuweisen sind.

Die jetzt folgende Beschreibung der Reifungs- und Furchungsvorgänge bei *Nereis*, in der sowohl große als kleine Eier in Betracht gezogen werden sollen, wird teils meine schon früher mitgeteilten Resultate mittels eines reicheren Tatsachenmaterials weiter illustrieren, teils wird sie aber auch neue Beobachtungen, besonders über das Verhalten der Chromosomen bei der Kernbildung, enthalten.

Für eine Deutung der Reifungsteilungen wird eine richtige Seriierung der Stadien von entscheidender Bedeutung sein. — Eine solche war in meinem Material absolut gesichert, indem hier die jede 5 Min. nach der Befruchtung fixierten Eier gesondert untersucht werden konnten. Zwar verläuft die Entwicklung der verschiedenen Eier nicht genau parallel; es bietet aber keine Schwierigkeit, innerhalb jeder Gruppe von Eiern ein charakteristisches mittleres Stadium nachzuweisen.

Als Grundlage meiner später folgenden Darstellung der Chromosomenverhältnisse habe ich in Textfig. A—L eine Reihe Übersichtsbilder der Reifungs- und Furchungsteilungen zusammengestellt. — Das Stadium der Fig. J., Metaphase der ersten Furchungsteilung, ist etwa 1 Stunde nach der Befruchtung (66 Min.) erreicht. Die erste Hälfte dieser Stunde wird von der Prophase der ersten Reifungsteilung in Anspruch genommen (Textfig. A—D), während im Laufe der zweiten Hälfte die späteren Stadien der Reifung, die Entwicklung der Vorkerne und die Prophase der ersten Furchungsteilung rasch aufeinanderfolgen (Textfig. E—J). — Textfig. K und L endlich zeigen Prophasenstadien aus einer der ersten (K) und einer später erfolgenden (L) Furchungsteilung, um das verschiedene Verhalten ihrer Chromosomen zu illustrieren.

Erste Reifungsteilung. In Textfig. A (8 Min. nach d. Befr.) ist ein Stadium gerade vor der Auflösung der Kernmembran dargestellt. 14 Chromosomen, von denen in dieser Abbildung nur eines sichtbar ist, werden auf diesem Stadium im großen Nucleus vorgefunden. Die Chromosomen scheinen in möglichst großer gegenseitiger Entfernung im Kernraum verteilt zu sein; eine Anzahl derselben liegt dabei immer der inneren Fläche der Kernmembran dicht an. — Die achromatische Teilungsfigur läßt sich auf diesem Stadium außerhalb der Kernmembran schon deutlich wahrnehmen.

Textfig. B (15 Min. nach d. Befr.) zeigt die achromatische Teilungsfigur weiter entwickelt. Die Kernmembran ist zum größten Teil aufgelöst, und die Chromosomen werden um die Teilungsfigur herum unregelmäßig zerstreut vorgefunden. Zum Teil liegen sie der Spindeloberfläche, zum Teil der Polstrahlung dicht an; zum Teil scheinen sie auch schon in die Äquatorialebene eingestellt zu sein. — Die Strahlungscentren haben noch nicht ihre definitive Entfernung erreicht; die Spindel liegt daher auch noch einseitig im Verhältnis zum größten Diameter des Kerns. (Vgl. Fig. 90, Taf. XVIII, in welcher ein entsprechendes Stadium von *Thalassema* abgebildet ist.)

Auf den zunächst folgenden Stadien (Textfig. C; 20 Min. nach d. Befr.) sieht man die Spindel mächtig anschwellen, indem sie sozusagen die Überbleibsel des ganzen Kerns in sich aufnimmt. Während dieser Zeit werden die Zugfasern auf die Chromosomen inseriert, und die letzteren nehmen ihren Platz um den Äquator der Spindel herum ein.

Textfig. D endlich (25 Min. nach d. Befr.) repräsentiert ein Stadium, wo die Teilungsfigur ihre definitive Form angenommen hat und jetzt auch im Begriff ist, ihre definitive Stellung einzunehmen. Die Chromosomen liegen auf diesem Stadium in einer unregelmäßigen Äquatorialplatte eingeordnet, die meisten von ihnen schon in ihrer Teilung weit vorgeschritten; eine reguläre Äquatorialplatte wird in der ersten Reifungsteilung von *Nereis* nur sehr selten vorgefunden. — Auffallend ist der Größenunterschied der beiden Strahlungscentren.

Während der relativ langen Zeit, in welcher die achromatische Teilungsfigur ihre definitive Form erreicht, durchlaufen auch die Chromosomen eine Reihe charakteristischer Veränderungen, die jetzt näher betrachtet werden sollen. — Bei meiner Beschreibung der Chromosomenformen werde ich die Prophasen- und die Metaphasenstrukturen getrennt besprechen, indem ich unter Prophasenstrukturen diejenigen Chromosomenformen zusammenfasse, die innerhalb der geschlossenen Kernmembran, also ohne Mitwirkung der Zugfasern, zum Vorschein treten; unter der Bezeichnung Metaphasenstrukturen werde ich die während der Trennung der Tochterchromosomen als Folge der Zugwirkung der Spindelfasern durchlaufenen Formen beschreiben.

Prophasenstrukturen. Vor der Auflösung der Kernmembran können die Chromosomen, wie schon in der vorläufigen Mitteilung gezeigt wurde, die verschiedensten Formen aufweisen, die sich jedoch alle auf ein gleicharmiges Kreuz oder, wenn die vier Arme einander

stark genähert sind, auf ein aus vier parallelen Elementen bestehendes Stäbchen zurückführen lassen. — Solche Chromosomen sind in Fig. 1—3, Taf. XIII abgebildet. Ring- und Achterbildungen (Fig. 3 *a—e*) kommen nur relativ selten vor; dasselbe ist auch mit den in Fig. 1 *a—f* abgebildeten Chromosomen der Fall, die aus zwei längsgespaltenen Elementen zusammengesetzt erscheinen. Überaus häufig finden wir aber die gleicharmigen Kreuze, von denen einige in Fig. 2 *a—g* dargestellt sind. Auch diese können unter sich verschieden sein; das eine haben sie aber gemein, daß in jedem derselben vier unter sich gleiche Chromatinfädchen von einem gemeinsamen Mittelpunkte ausstrahlen. Dabei können sie soweit auseinander divergieren, daß ein flach ausgebreitetes Kreuz vorliegt, oder sie können einander mehr oder weniger stark genähert sein. In mehreren Fällen habe ich in jedem Arm eines solchen Kreuzes eine Längsspalte wahrnehmen können (Fig. 2 *a*, *b*, *f*, *g*).

Die hier besprochenen Formen (Doppelbügel, Ring- oder Kreuzbildungen) sind nicht an bestimmte Chromosomen gebunden, sondern können nur als Ausdrücke verschiedener Spannungszustände der Chromosomen betrachtet werden. Oft habe ich so sämtliche Chromosomen eines Kerns als Kreuze vorgefunden — in andern Kernen sind die Kreuze mit einer kleinen Anzahl Ringe oder Doppelbügel vermischt.

Die typischen Prophasenformen der *Nereis*-Chromosomen werden nur innerhalb der geschlossenen Kernmembran vorgefunden. Zur Zeit ihrer Befestigung an die Spindel werden sie in gesetzmäßiger Weise verändert, und zwar können die Veränderungen in der Weise charakterisiert werden, daß die früher stark gespreizten Teile der Chromosomen einander jetzt angenähert werden. — So sieht man auf den in Textfig. B und C dargestellten Stadien die gleicharmigen Prophasenkreuze kaum mehr auftreten; an ihrer Stelle finden wir aber jetzt U- und V-förmige, deutlich längsgespaltene Chromosomen und zwischen ihnen auch einige stäbchenförmige Chromosomen mit doppelter Längsspalte (Fig. 4 *a—f*). Diese Chromosomenformen können nur durch eine Annäherung der Arme der früheren Kreuze zustande gekommen sein — entweder zu zweien, wodurch U- oder V-förmige Chromosomen gebildet werden, oder zu vieren.

Eine solche Annahme wird auch durch Betrachtung der Insertionspunkte der Chromosomen gestützt. Während nämlich die einfach längsgespaltenen U- und V-förmigen Chromosomen median befestigt werden, zeigen die doppelt längsgespaltenen Stäbchen eine terminale

Insertion; in beiden Fällen entsprechen ihre Insertionspunkte den Mittelpunkten der ursprünglichen Kreuze. — Die beiden Längshälften der median inserierten Chromosomen entsprechen nach dem obigen je einem Armpaare der früheren Kreuze, und ihre Längsspalte ist also auch mit den früher weit offenen Winkeln zwischen diesen Armpaaren identisch. — Die auf früheren Stadien in den einzelnen Armen der Kreuze sichtbaren Längsspalten (Fig. 2 *f*, *g*) habe ich zur Zeit der Befestigung an die Spindel nicht mehr nachweisen können.

Kleine ringförmige Chromosomen werden auch in der späten Prophase noch vorgefunden, und zwar scheinen sie jetzt in größerer Anzahl als zuvor aufzutreten, als ob während der Annäherung der Chromosomenteile neue Ringe gebildet worden seien. — Die Prophasenringe nehmen alle im Verhältnis zur Spindelachse eine äquatoriale Stellung ein, indem die von beiden Teilungscentren herantretenden Zugfasern an gegenüberliegenden Stellen eines und desselben Querschnittes befestigt werden. — Diese Ringe werden also bei der Teilung nicht in zwei Halbringe, sondern vielmehr in zwei geschlossene Tochterringe zerlegt (Fig. 5 *d*—*g*, 6 *b*). Die letzteren geben jedoch meistens schon vor ihrer Trennung die Ringform auf, indem sie sich an der dem Insertionspunkte gegenüberliegenden Stelle öffnen. — In ihrem weiteren Verhalten sind daher die Prophasenringe von den U- und V-förmigen Chromosomen nicht wesentlich verschieden.

Metaphasenstrukturen. Während der Trennung der Tochterchromosomen kommen in der Metaphase wieder Chromosomenformen zum Vorschein, die beim ersten Anblick mit denjenigen der Prophase identisch erscheinen könnten, die aber in Wirklichkeit nicht nur zeitlich von den letzteren getrennt, sondern auch andrer Natur sind. — Wir finden hier wieder Ringe, Kreuze und Doppelbügel und außerdem auch alle Übergänge zwischen diesen Formen (Fig. 6—11, Taf. XIII).

Diese Metaphasenstrukturen lassen sich, wenn wir eine ziehende Wirkung der Spindelfasern voraussetzen, aus den verschiedenen Chromosomenformen der späten Prophase direkt ableiten, und zwar scheinen sie in ihrer Entstehung von zwei Faktoren abhängig zu sein: erstens von der mehr oder weniger weiten Spreizung der Arme der Mutterchromosomen und zweitens auch von ihrer mehr oder weniger plastischen Konsistenz. — Wenn die beiden Arme eines median befestigten Chromosoms weit auseinandergespreizt sind, dann können als Übergangsformen während der Trennung ihrer Längshälften weit offene Metaphasenringe zum Vorschein kommen (Fig. 8, 10). Das

Lumen dieser Ringe repräsentiert, im Gegensatz zu demjenigen der Prophasenringe, immer die Öffnung zwischen den sich trennenden Tochterchromosomen; sie werden daher auch immer bei der Teilung in zwei Halbringe zerlegt. — Ist aber der Winkel zwischen beiden Armen eines Mutterchromosoms nicht mehr so weit, dann wird auch die Breite des Metaphasenringes entsprechend verringert, bis zuletzt die beiden Hälften eines Tochterchromosoms sich mehr oder weniger intim berühren. So kommen die verschiedenen Übergänge zwischen Metaphasenringen und Doppelbügeln zustande.

Dieselben Chromosomenformen können aber auch für die Bildung der Metaphasenkreuze zugrunde liegen, und zwar scheint die Entstehung der letzteren nicht nur von der Spreizung, sondern wesentlich von der Konsistenz der Mutterchromosomen abhängig zu sein. — Wenn die letzteren genügend steif und elastisch sind, dann werden sich ihre für den Zug der Spindelfasern ausgesetzten Längshälften in ganzer Länge voneinander trennen, die peripheren Enden zwar etwas später als der mittlere Teil, aber ohne daß eine scharfe Biegung oder Knickung der Tochterchromosomen bewirkt wird (Metaphasenringe). Wenn aber die Konsistenz der median befestigten Chromosomen weicher und mehr plastisch ist, dann wird zuerst nur der mittlere Teil ihrer Längshälften dem Zug der Spindelfasern nachgeben und so in polarer Richtung ausgezogen werden, während die peripheren Teile ihre äquatoriale Stellung noch unverändert behalten. So entstehen die rechtwinkligen Metaphasenkreuze, deren polare Arme stets in der Richtung der Spindelfasern eingestellt sind, während die äquatorialen Arme, der ursprünglichen Spreizung der Mutterchromosomen entsprechend, auf der Spindeloberfläche flach ausgebreitet oder einander dicht anliegend sein können (Fig. 9 links, 6 *d*). Zwischen diesen beiden Extremen sowie zwischen typischen Metaphasenringen und Kreuzen kommen auch alle Übergänge vor. — Es liegt in der Natur der Sache, daß die Länge der polaren und äquatorialen Arme eines Metaphasenkreuzes einer fortwährenden Veränderung unterworfen sein muß, und zwar so, daß die zuerst allein existierenden äquatorialen Arme immer kürzer werden, während die polaren, die an der Insertionsstelle der U-förmigen Mutterchromosomen zuerst zum Vorschein kommen (Fig. 4 *d*), auf Kosten der ersteren an Länge zunehmen. — Auch geht es aus der Genese der Metaphasenkreuze als selbstverständlich hervor, daß ihre beiden Armpaare Längsspalten enthalten müssen, — diejenigen der äquatorialen Arme mit der Längsspalte der Mutterchromosomen, diejenigen der polaren mit dem Lumen der

Metaphasenringe identisch. Diese beiden Spalten, die in dem Mittelpunkte der Kreuze miteinander in Verbindung stehen, sind jedoch besonders in den polaren Armen oft so eng, daß sie sich nicht nachweisen lassen; erst nach der Trennung der Tochterchromosomen, wenn die Spannung der Chromatinfädchen nicht mehr so groß ist, läßt sich die Existenz einer Längsspalte hier wieder mit Sicherheit konstatieren (Fig. 12).

Die Metaphasenstrukturen der Chromosomen sind nach dem obigen ebensowenig wie die Prophasenformen unter sich wesentlich verschieden, indem ihr stark variierendes Aussehen von rein mechanischen Ursachen bedingt wird. — So hat die Spalte zwischen beiden Hälften eines Tochterchromosoms, gleichgültig ob sie als der weit offne Winkel eines Halbringes (Fig. 10, rechts) oder als die oft kaum sichtbare Längsspalte der polaren Arme eines Kreuzes zum Vorschein kommt, immer nur dieselbe Bedeutung; sie ist nämlich in allen Fällen auf den mehr oder weniger weit offnen Winkel zwischen beiden Armen eines U-förmigen, median inserierten Mutterchromosoms zurückzuführen.

Wie schon in meiner vorläufigen Mitteilung erwähnt, unterscheiden sich die Chromosomen der ersten Reifungsteilung in *Nereis* von denjenigen späterer Teilungen durch den Besitz einer zähflüssigen, stark ausdehnbaren Zwischensubstanz, die während der Trennung der Tochterchromosomen die zwischen ihnen entstehende Spalte oft völlig ausfüllen kann (Figg. 6 *a—c*, 8, 9, 11). Es ist dies dieselbe Substanz, die ich zuerst in *Enteroxenos*[1]) wahrgenommen und beschrieben (Bonnevie 1905, 1906) und später auch in *Thalassema* (Fig. 96 dieser Abh.) und in *Doris* vorgefunden habe. Ihr Auftreten steht wahrscheinlich mit der weichen Konsistenz der Chromosomen der ersten Reifungsteilung in ursächlicher Verbindung.

Bevor ich die Metaphasenstrukturen der Chromosomen verlasse, möchte ich eine Verschiebung des Insertionspunktes der Chromosomen, die in einem späteren Abschnitt näher behandelt werden soll, noch mit einigen Worten besprechen.

Wie schon oben erwähnt, geschieht die Insertion der Zugfasern an genau entsprechenden Punkten der verschieden geformten Chromosomen — nämlich an den Mittelpunkten der ursprünglichen Pro-

---

1) A. und K. E. Schreiner (1907) ist es nicht gelungen, die Zwischensubstanz der *Enteroxenos*-Chromosomen in ihren Präparaten zu entdecken. (Siehe hierüber Bonnevie 1907, S. 67.)

phasenkreuze. Dies kann als eine mediane Insertion U- und V-förmiger Chromosomen oder als eine rein terminale Insertion der stäbchenförmigen zum Ausdruck kommen; eine subterminale Insertion läßt sich aber bei der oben beschriebenen Genese der Chromosomen nicht erwarten.

Und doch findet man auf späteren Stadien nicht selten Tochterchromosomen mit subterminaler Insertion (Figg. 7—12), deren äußerstes Ende frei herabhängt, während sie sonst durch den Zug der Fasern stark ausgestreckt worden sind. — Das freie Endstück dieser Chromosomen kann so kurz sein, daß es nur als eine kugelförmige Verdickung derselben zum Vorschein tritt (Figg. 6 *d*, 8, 9); es kann aber auf der andern Seite auch eine beträchtliche Länge haben (Figg. 7, 10). In seltenen Fällen (Fig. 7) habe ich die freien Enden der Tochterchromosomen so lang gefunden, daß man bei einer Betrachtung dieser Bilder für sich allein eine mediane Insertion der Chromosomen mit nachfolgender Längsspaltung der V-förmigen Tochterchromosomen für wahrscheinlich halten möchte. Diese außerordentlich selten auftretenden Chromosomenformen werden jedoch durch zahlreiche Übergänge mit den terminal inserierten Doppelbügeln verbunden, in denen nur die verdickten Endknöpfchen (Fig. 9) eine Verschiebung des Insertionspunktes andeuten. Es ist daher wahrscheinlich, daß auch in diesen Chromosomen die Insertion ursprünglich an ihrem jetzt frei herabhängenden Ende geschehen ist und erst später eine Verschiebung erlitten hat. Die Längsspalte dieser Chromosomen würde dann auch denjenigen der Metaphasenringe und -kreuze entsprechen.

Nach einer Betrachtung der später folgenden Mitosen werde ich auf die Frage nach der Insertion wieder zurückkommen; auch das Verhältnis zwischen den V-förmig geschlossenen und den aus zwei anscheinend getrennten Stäbchen (Fig. 9, in der Mitte) bestehenden Tochterchromosomen wird später diskutiert werden.

So mannigfaltig auch das Bild einer Metaphase der ersten Reifungsteilung in *Nereis* sein mag, so einförmig zeigt sich die spätere Anaphase (Fig. 12). Die früheren Doppelbügel, Kreuze und Ringe lassen sich nicht mehr voneinander unterscheiden; sämtliche Tochterchromosomen zeigen sich aus zwei annähernd parallelen Fädchen zusammengesetzt, deren polare Enden oft V-förmig miteinander verbunden sind. Diese Längshälften der Tochterchromosomen sind nach dem obigen auf die beiden Arme der V-förmigen Mutterchromosomen zurückzuführen, oder — was dasselbe ist — sie sind mit je einem Arm der ursprünglichen Prophasenkreuze identisch. — Nur selten

(Fig. 13) läßt sich in diesen Fädchen eine Längsspalte nachweisen; diese Spalte, die vielleicht mit der in der Prophase zuweilen sichtbaren Spalte der Kreuzarme identisch ist, muß hier als eine verfrühte Längsteilung der Chromosomen für die zweite Reifungsteilung betrachtet werden.

Ein Rückblick auf die erste Reifungsteilung ergibt als wesentliche Resultate:

Kreuz- und ringförmige Chromosomen kommen während derselben in zwei Perioden, die durch einen zeitlichen Zwischenraum von ca. 15 Min. voneinander getrennt sind, zum Vorschein — das erste Mal als Prophasenstrukturen schon innerhalb der Kernmembran, das zweite Mal als ein vorübergehendes Stadium während der Trennung der Tochterchromosomen.

Zwischen diesen beiden Perioden wird von den einzelnen Chromosomen ein Stadium durchlaufen, das durch Annäherung ihrer zuvor gespreizten Teile charakterisiert wird. — Während dieser Zeit geschieht die Insertion der Zugfasern an die Chromosomen, und zwar immer an einer Stelle, die dem Mittelpunkte der Prophasenkreuze entspricht. Die Tochterchromosomen der ersten Reifungsteilung sind mit je einem Armpaare der Prophasenkreuze identisch.

Zweite Reifungsteilung. Die zweite Reifungsteilung folgt der ersten unmittelbar nach (Siehe Textfig. E, S. 204), indem die noch in einer Tochterplatte angeordneten Chromosomen auf der sich entwickelnden Spindel der zweiten Teilung befestigt werden.

Die Chromosomen erleiden während dieser Zeit keine wesentlichen Veränderungen. Von Interesse ist es jedoch, daß sich auch hier, wie in der Prophase der ersten Reifungsteilung, eine Tendenz zur Spreizung der Teile jedes Chromosoms geltend macht. — Die stäbchenförmigen, aus zwei Längsteilen bestehenden Tochterchromosomen der ersten Reifungsteilung werden dadurch wieder in U- und V-förmige umgebildet oder — wenn die Arme der letzteren schon längsgespalten sind — in gleicharmige Kreuze, denjenigen völlig entsprechend, die auch in der Prophase der ersten Reifungsteilung vorgefunden wurden (Figg. 15—21). Die Insertion geschieht an einem dem Mittelpunkte dieser Kreuze entsprechenden Punkte.

Auf die Spreizung der Chromosomenteile folgt auch hier eine Annäherung derselben, und zwar ist die Annäherung diesmal so stark, daß die Chromosomen der Äquatorialplatte mit wenigen Ausnahmen als terminal befestigte Stäbchen zum Vorschein treten (Figg. 22—23). In einigen derselben läßt sich die aus ihrer Genese

zu erwartende Tetradenstruktur noch wahrnehmen (Fig. 23), in den meisten Chromosomen sind jedoch die einzelnen Teile so dicht aneinandergelagert, daß sie sich nicht mehr unterscheiden lassen.

Eine Folge der dichten Annäherung beider Arme der V-förmigen Chromosomen ist darin zu sehen, daß in der zweiten Reifungsteilung Metaphasenringe nur selten vorkommen. Wie die Mutterchromosomen, so kommen auch die Tochterchromosomen meistens nur als Stäbchen zum Vorschein (Figg. 25—29), in denen eine Längsspalte zuweilen deutlich sichtbar ist (Fig. 27—29).

Vorkerne. Noch vor der Abschnürung der Polocyte II beginnt in der inneren Tochterplatte die Bildung des weiblichen Vorkerns (Textfig. F, S. 204; Figg. 30—35 Taf. XIV), indem die einzelnen Chromosomen für ebensoviel getrennte Karyomeren die Grundlage bilden. — Die Längsspalte der Tochterchromosomen, die während der Anaphase oft verborgen war, tritt jetzt wieder deutlich zum Vorschein; an der Seite jedes Doppelstäbchens oder zwischen seinen beiden Längshälften werden dann zuerst ganz kleine Tropfen hyaliner Flüssigkeit angesammelt. Diese Flüssigkeitstropfen nehmen rasch an Größe zu, bis sie einander zuletzt berühren und früher oder später miteinander verschmelzen (Figg. 33—35).

Gleichzeitig ist auch der männliche Vorkern in ganz ähnlicher Weise wie der weibliche entwickelt worden. Während der Entwicklung nähern sich die beiden Kerne, so daß man sie bald einander dicht anliegend und nahe der Eioberfläche vorfindet (Textfig. G, S. 204).

Die Entwicklung der Vorkerne ist in weniger als 10 Min. fertig gebracht, und die Prophase der ersten Furchungsteilung fängt dann sogleich an.

Furchungsteilungen. Ein Vergleich der Fig. 35 mit Fig. 36 ergibt, daß die Verteilung und das Aussehen der Chromatinfädchen in den völlig entwickelten Vorkernen (Fig. 36) von dem Verhalten der ausgewachsenen Karyomeren der Telophase nicht wesentlich verschieden ist. Auch in den Vorkernen finden wir dünne geschlängelte Chromatinfädchen vor, deren gegenseitiger Abstand den Größenverhältnissen der früheren Karyomeren entspricht. Nur sind in den fertigen Vorkernen die Anastomosen stärker entwickelt.

Auffallend ist es dabei, daß die Fädchen sehr oft annähernd rechtwinklige Kreuze bilden, die zuerst nur als Teile eines zusammenhängenden Netzwerkes hervortreten, die aber während der späteren Prophase voneinander getrennt werden (Textfig. H, Fig. 37).

Die spätere Entwicklung zeigt, daß diese gleicharmigen Kreuze die Chromosomen der folgenden Mitose repräsentieren, und daß sie den Prophasenkreuzen der ersten Reifungsteilung sowohl in ihrer Form als auch in betreff ihres späteren Schicksals völlig entsprechen. Nur habe ich in den Vorkernen eine Längsspalte der Arme der Prophasenkreuze nie vorgefunden. — In mehreren Fällen habe ich zwischen 20 und 30 solche Kreuze zählen können, was mit der in der ersten Reifungsteilung gefundenen Chromosomenzahl (14) wohl übereinstimmt.

Bei der Auflösung der Kernmembran werden die Prophasenkreuze mit weit gespreizten Armen der Spindel angelagert (Textfig. J, Figg. 37, 38), so daß man zuerst nicht entscheiden kann, in welcher Weise sie mit den Zugfasern in Verbindung treten. — Bald fängt jedoch auch hier eine Annäherung der Arme jedes einzelnen Kreuzes an; ihre peripheren Enden lösen sich von der Spindeloberfläche, um in einem auf der Spindelachse annähernd senkrechten Plan ihre Lage einzunehmen (Figg. 39, 40). Es zeigt sich dabei, daß sämtliche Chromosomen mittelst ihrer Mittelpunkte auf der Spindel befestigt sind.

Die Annäherung der Chromosomenarme führt hier, wie in den Reifungsteilungen, wieder zur Bildung median befestigter U-förmiger Chromosomen, indem auf jeder Seite des Insertionspunktes sich zwei Kreuzarme zur Berührung nähern (Figg. 41—44). — Die Längsspalte eines U-förmigen Chromosoms ist also auch hier auf die Winkel zwischen beiden Armpaaren eines Prophasenkreuzes zurückzuführen, während die sich trennenden Tochterchromosomen mit diesen Armpaaren identisch sind.

Die Metaphasenstrukturen der ersten Furchungsteilungen stimmen im großen und ganzen mit denjenigen der ersten Reifungsteilung sehr wohl überein. Nur sind die Bilder hier mehr einförmig; die Chromosomenformen sind schöner abgerundet, was besonders darin zum Ausdruck kommt, daß die Anzahl der Metaphasenringe diejenige der rechtwinkligen Kreuze weit überwiegt (Textfig. J, S. 205; Figg. 45—47).

Die Tochterchromosomen werden in Form von Halbringen oder V-förmigen Fädchen zuerst voneinander entfernt. Der Winkel zwischen ihren beiden Hälften wird aber während der frühen Anaphase immer kleiner, bis er zuletzt nur als eine »falsche« Längsspalte der Tochterchromosomen zutage tritt. Zuweilen läßt sich eine solche Spalte auch nicht mehr nachweisen.

Dem Metaphasenbild mit medianer Insertion sämtlicher Chromo-

somen folgt also hier ein Anaphasenbild, in dem alle Chromosomen stäbchenförmig und terminal (oder subterminal) inseriert sind.

In der späten Anaphase (Fig. 49) tritt die »falsche« Längsspalte der Tochterchromosomen wieder deutlicher zutage; die letzteren zeigen dabei meistens eine deutlich V-förmige Gestalt mit Verbindung beider Längshälften am polaren Ende des Chromosoms. Mehrmals habe ich jedoch auch Bilder gefunden, in welchen die beiden Längshälften eines Chromosoms auch an ihren polaren Enden frei endigten (Fig. 71).

Die gegenseitige Entfernung der Längshälften eines Tochterchromosoms ist als der erste Beginn einer Kernbildung zu betrachten. Zwischen beiden Längshälften, die jetzt überall V-förmig verbunden erscheinen, wird jetzt Flüssigkeit angesammelt, während das Chromatinfädchen seine Lage an der Oberfläche der rasch heranwachsenden Karyomere behält. — Gleichzeitig durchlaufen die Chromosomen eine Reihe von Umbildungen, die weiter unten näher besprochen werden sollen.

Noch zwei- oder dreimal wiederholt sich die Chromosomenteilung in der für die erste Furchungsteilung charakteristischen Weise. Die Chromosomen treten innerhalb der Kernmembran als Prophasenkreuze zum Vorschein (Textfig. K; Fig. 51); sie werden als solche auf der Spindel befestigt (Fig. 52), in U-förmige, median befestigte Chromosomen umgebildet — um, nachdem sie ein Ringstadium passiert haben, in zwei stäbchenförmig geschlossene, in Wirklichkeit aber V-förmige Tochterchromosomen zerlegt zu werden.

Im Laufe der dritten Stunde nach der Befruchtung schwindet das Stadium der Prophasenkreuze aus der Mitose. — Die Chromosomen kommen innerhalb der Kernmembran nicht mehr als Kreuze, sondern als U-förmig gebogene Fädchen zum Vorschein; sie werden als solche auf der Spindel befestigt, und erst zur Zeit der Befestigung läßt sich in ihnen eine Längsspalte nachweisen (Figg. 60, 61, 65, 67, 73).

Die heterotypischen Metaphasenstrukturen mit Ring- und Kreuzbildungen der Chromosomen werden aber noch eine Zeitlang bewahrt — in kleinen Eiern (siehe oben S. 203) findet man sie noch stellenweise 4—5 Stunden nach der Befruchtung, in den großen werden sie länger erhalten, so daß hier 10—11 Stunden nach der Befruchtung das Metaphasenbild noch ein Aussehen hat, demjenigen der ersten Furchungsteilung völlig entsprechend (Figg. 68—70, 79). — Überall findet während der Trennung der V-förmigen Tochterchromosomen

eine starke Annäherung ihrer beiden Hälften statt, so daß sie wie Stäbchen mit oder ohne Längsspalte aussehen (Fig. 71).

Diese Annäherung tritt in späteren Teilungen auf einem früheren Stadium ein, nämlich schon vor der Trennung der Tochterchromosomen; die beiden Hälften der U-förmigen Mutterchromosomen nähern sich hier schon in der Äquatorialplatte so stark aneinander (Fig. 74, 75), daß sie wie terminal befestigte, stäbchenförmige Chromosomen aussehen. Zuweilen läßt sich ihre Zusammensetzung aus vier parallelen Fädchen, den beiden längsgespaltenen Armen der ursprünglich U-förmigen Chromosomen, noch nachweisen (s. Figg. 83—85, aus großen Eiern 15½ Stunden nach der Befruchtung); meistens ist dies jedoch nicht der Fall, und bei einer Betrachtung von nur späteren Furchungsteilungen würde man wohl kaum zögern, die *Nereis*-Chromosomen als stäbchenförmige und mit terminaler Befestigung zu beschreiben.

Die V-Form der Chromosomen tritt aber noch in der Prophase zum Vorschein (Fig. 81); und vor dem Abschluß der Mitose sieht man, wie die stäbchenförmigen Tochterchromosomen sich wieder in zwei V-förmig verbundene Längshälften auflösen (Figg. 53—54). — Die oben beschriebenen Veränderungen im Verhalten der Chromosomen machen sich daher in den verschiedenen Stadien der Mitose mehr bemerkbar als in den Kernstrukturen. Mit Ausnahme der ersten Furchungsteilungen, in welchen die Prophasenkreuze noch zum Vorschein kommen, scheint das Verhalten der Chromosomen im Kern überall dasselbe zu sein. Diese Kernstrukturen sind für die Frage von der Individualität der Chromosomen von Bedeutung; sie werden daher im folgenden etwas näher betrachtet werden.

Chromatinstrukturen im Kern. Es wurde schon oben erwähnt, daß in der späten Anaphase der ersten Furchungsteilung die stäbchenförmigen Tochterchromosomen V-förmig geöffnet werden, und daß dies als der Anfang einer Kernbildung zu betrachten sei. — Dasselbe geschieht auch in den späteren Teilungen; man kann hier oft in einer und derselben Zelle alle Übergänge zwischen dichten, mit einer mehr oder weniger deutlichen Längsspalte versehenen, stäbchenförmigen Chromosomen und weit geöffneten V-förmigen vorfinden, deren freie Enden dem Äquator der Teilungsfigur zugewendet sind. (Figg. 53, 54 *a*—*b*).

Die beiden Arme der V-förmigen Chromosomen nehmen bald einen geschlängelten Verlauf an. Während hyaline Flüssigkeit zwischen ihnen angesammelt wird, scheinen sie selbst beträchtlich dünner zu werden; stellenweise zeigen sie dabei eine spiralige Drehung, und

wo der Abstand nicht zu groß ist, werden sie auch durch Anastomosen miteinander verbunden. (Figg. 55—56.)

Die so gebildeten Karyomeren sind länglich oval. Auf Längsschnitten sieht man, daß ihre Form von dem Verlauf der dünnen geschlängelten Chromatinfäden beeinflußt wird; die Form ihres Querschnittes dagegen scheint nur von der Oberflächenspannung des Flüssigkeitstropfens bestimmt zu werden (Fig. 63).

Die Entwicklung der Karyomeren läßt sich auf Querschnitten sehr schön verfolgen (Figg. 62—64). Man sieht in Fig. 62 die noch stäbchenförmigen Tochterchromosomen, in denen nur eine biskuitförmige Einschnürung auf eine Zusammensetzung aus zwei Längshälften hindeutet. Die Anziehung hyaliner Flüssigkeit scheint schon auf diesem Stadium angefangen zu haben, indem jeder Chromosomenquerschnitt von einer hellen Zone umgeben ist. — In Fig. 63 sieht man die Längshälften der Chromosomen durch verschieden große Flüssigkeitstropfen voneinander getrennt. — Das Heranwachsen der Karyomeren mit Verjüngung und Anastomosenbildung der Chromatinfädchen ist dann in Fig. 64 (vgl. Fig. 57) dargestellt. Die Karyomeren haben auf diesem Stadium sowohl an Länge als an Breite so weit zugenommen, daß sie einander intim berühren. Es bietet jedoch auch jetzt noch keine Schwierigkeit, die parallel gelagerten, mit den Karyomeren in die Länge gewachsenen Chromatinfädchen zu erkennen (Fig. 57). Sie zeigen noch einen spiralig geschlängelten Verlauf; nur sind die Windungen mit dem Längenwachstum des ganzen Fädchens mehr offen geworden. Naheliegende Fädchen stehen durch zahlreiche Anastomosen miteinander in Verbindung.

Ein etwas späteres Stadium ist in den Figg. 58 und 59, die bei oberflächlicher Ansicht zwei Schwesterkerne darstellen, abgebildet. Der Kern hat hier beinahe seine maximale Größe erreicht; doch lassen sich noch die ursprünglichen, parallel gelagerten Karyomeren deutlich erkennen. Auch die um die Karyomeren verlaufenden Chromatinfädchen treten stellenweise deutlich zum Vorschein; ihre färbbare Substanz ist jedoch jetzt so gleichmäßig auf die früher achromatischen Anastomosen verteilt worden, daß viele Karyomeren nunmehr als mit einem feinen, oberflächlich ausgespannten Netzwerk überzogen erscheinen.

Der Kern behält später wesentlich dasselbe Aussehen; die Grenzen zwischen den einzelnen Karyomeren werden zum größten Teil verwischt, doch kann man sie oft während der ganzen Kernperiode noch oberflächlich erkennen. In der Prophase werden die Anasto-

mosen aufgelöst, indem das Chromatin auf scharf markierte Fädchen wieder zurückgezogen wird.

Diese jungen Chromosomen zeigen sowohl in ihrer Lage als auch in betreff ihrer Größenverhältnisse eine völlige Übereinstimmung mit den Chromosomen der Telophase. Sie sind V-förmig gebogen, und ihre freien Enden sind der Schwesterzelle zugewandt (Figg. 60, 61, 65); ihre Länge sowohl als der Abstand zwischen ihren beiden Hälften entsprechen sehr wohl der Größe der früheren Karyomeren. Zuweilen kann man auch, wo die letzteren in der äußeren Skulptur der Kerne noch wahrnehmbar sind, konstatieren, daß in jeder Karyomere nur ein Chromosom zum Vorschein tritt (Fig. 66). — Die Chromatinfädchen sind zuerst dünn und spiralig geknickt; später nehmen sie unter Dickenzunahme und Verkürzung auch einen mehr geraden Verlauf an, bis sie die für die nächstfolgende Mitose charakteristischen Form- und Größenverhältnisse erreicht haben.

Thalassema mellita Conn. (Taf. XVIII).

Durch die Freundlichkeit von Herrn Professor E. B. Wilson wurde mir eine Gelegenheit geboten, die von Dr. B. B. Griffin angefertigten und benutzten Schnitte von *Thalassema*-Eiern zu untersuchen. — Auch ist Professor Ch. Lefevre, Missouri, so freundlich gewesen, eine vollständige Serie künstlich befruchteter Eier derselben Art zu meiner Verfügung zu stellen. Für dies Entgegenkommen möchte ich hier nochmals beiden Herren meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Griffins Untersuchung über die Reifung und Furchung der *Thalassema*-Eier (Griffin 1899), die nach dem Tode des Verfassers von seinem Lehrer, Professor E. B. Wilson, veröffentlicht wurde, war vor allem auf eine Klarlegung des Verhaltens der achromatischen Bestandteile dieser Eier gerichtet. Sie enthält jedoch auch eine so eingehende Beschreibung der Chromosomen besonders der ersten Reifungsteilung, daß ich nach erneuter Prüfung seiner Präparate in diesem Punkte kaum etwas hinzuzufügen habe.

Da jedoch die Angaben Griffins später von Grégoire (1905) in Zweifel gezogen worden sind, und da ich im Lichte meiner Resultate an *Nereis* seine Beschreibung der zweiten Reifungsteilung und der Furchungsteilungen ergänzen kann, habe ich es dennoch für richtig gehalten, die Geschichte der Chromosomen auch während der ersten Reifungsteilung in kurzen Zügen hier zu wiederholen und mittels einiger in größerem Maßstab ausgeführten Abbildungen zu illustrieren.

Den Verlauf der ersten Reifungsteilung werde ich mit GRIFFINS eigenen Worten hier zuerst skizzieren:

(S. 605.) »While entering the spindle in the prophases, the chromosomes exhibit a great variety in forms, which in most cases are easily reduced to the type of a double rod«.

(Es folgt dann eine Beschreibung der verschiedenen in Textfig. M hier reproduzierten Chromosomenformen.)

(S. 607.) »From the complete failure to find forms indicating a direct transformation of the open rings into the metaphase figures, it seems not improbable that the thick rods may represent a later and more concentrated stage of the rings«. ... »The open ring, however, is not to be considered a necessary stage, for it is quite evident that many of the rods arise directly from the similar structures present in the germinal vesicle.

Textfig. M.



Chromosomenformen aus der Prophase der ersten Reifungsteilung von *Thalassema*. (Nach GRIFFIN.)

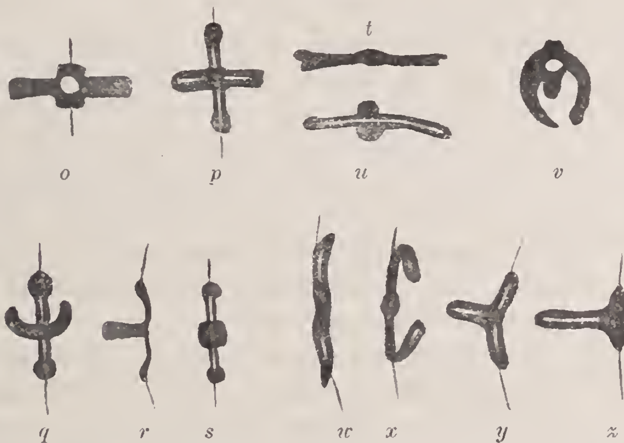
More difficult to determine are the occasional two short rods lying side by side (*k*, *l*, *m*) as well as crosses or ophiurid forms (*n*) the arms of which appear perfectly solid without the slightest indication of a division into halves«... »Despite the varied forms presented during prophase, the chromosomes of the equatorial plate exhibit considerable uniformity. Hence the various prophase forms must in some manner be convertible into a uniform type of metaphase figure. The commonest and, as we shall consider it, the typical form assumed by the chromosomes in the latter stage is that of a cross, with a pair of broad arms in the equatorial plane, and the narrower perpendicular arms directed toward the poles of the division figure« (Textfig. N, *o—s*).

(S. 609.) »The crosses are to be derived from the double rods by a swelling or looping up of the halves in the middle. The beginning of the process is represented by the previously described thick rod with a central bead-like swelling. In a slightly later stage, a central hollow appears which, separating the swelling into two knobs, shows the rod to be double« (*o*, *u*, *v*).

(S. 610.) »The arms of the metaphase crosses vary extraordinarily in length, and may be of any size from a short knob to a long process. The variation, however, conforms to an obvious law, since the longer the lateral arms, the shorter the polar, and vice versa. — Moreover, those spindles containing the greatest number of crosses with short lateral arms . . . are the more advanced. The meaning of all this is very obvious; the lateral loops are gradually unfolding, and their substance passing into the polar arms«.

So weit Griffin. Aus den hier angeführten Zitaten geht deut-

Textfig. N.



Chromosomen aus der Metaphase der ersten Reifungsteilung von *Thalassema*. (Nach Griffin.)

lich genug hervor, daß die erste Reifungsteilung von *Thalassema* in ihren Hauptzügen wie bei Nereis vor sich geht. — Hier wie dort findet man in der frühen Prophase die verschiedensten Chromosomenformen vor, die jedoch später auf eine einfachere Doppelstäbchenform reduziert werden. Auch werden in beiden Fällen die Chromosomen mit ihrer Längsachse senkrecht zur Spindelachse eingestellt. (Vgl. Figg. 91—93 dieser Abhandl.); die zuerst langen äquatorialen Arme werden dann unter Bildung von Metaphasenkreuzen nach und nach in eine zur Spindelachse parallele Stellung übergeführt. (Figg. 95—97.) Nur sind in *Thalassema* die Kreuzformen der Metaphase weit häufiger als in *Nereis*. — In beiden Fällen muß, wie es auch von Griffin ausdrücklich betont worden ist, die erste Reifungsteilung als eine Äquationsteilung betrachtet werden.

Griffins Darstellung von dem Verhalten der Chromosomen in *Thalassema* paßte in »le schéma hétérohoméotypique« von Grégoire (1905) nur schlecht hinein. — Die beiden Hälften der Prophasenchromosomen (*f*—*h*, Textfig. M), in denen Grégoire die beiden konjugierten Chromosomen sieht, sollten seinem Schema nach in der ersten Reifungsteilung voneinander getrennt werden, während von Griffin eine mediane Insertion solcher Chromosomen mit nachfolgender Längsteilung ihrer beiden Arme beschrieben wurde.

Grégoire kommt aber nach einer kurzen Überlegung zu dem Resultat, daß (S. 338) »les figures de Griffin« — im Gegensatz zu der sie begleitenden Beschreibung — »fournissent pour la première cinèse de clairs indices du schéma hétérohoméotypique«. — Dabei ist jedoch zu bemerken, daß Grégoires abweichende Auffassung wesentlich auf die vier in Textfig. N, *w*—*z* abgebildeten Chromosomen gestützt ist, die von Griffin am Ende seiner Beschreibung als Ausnahmeformen »occasionally met with« erwähnt worden sind. — Grégoire hält, ohne das Objekt studiert zu haben, diese Chromosomenformen für »absolument typique«, obgleich Griffin die eine (*w*) als »observed but once or twice«, zwei andere (*y* und *z*) als »observed but once« ausdrücklich bezeichnet hat[1]).

Auf der andern Seite hat Grégoire der ganzen Reihe der von Griffin als typische Metaphasenformen (Textfig. N *o*—*v*) bezeichneten Chromosomen, die — wie ich aus eigener Erfahrung bestätigen kann — in *Thalassema* außerordentlich häufig vorkommen, sowie seiner Beschreibung der Genese dieser Formen keine Bedeutung beigelegt. —

Griffins Befunde über die erste Reifungsteilung bei *Thalassema* stimmen mit den von Mc. Clung (1902) und Sutton (1902) an Insekten gewonnenen Resultaten sowie mit den von mir bei *Enteroxenos* (1905, 1906) vermuteten und bei *Nereis* (1907) demonstrierten Verhältnissen sehr wohl überein.

Die zweite Reifungsteilung wird von Griffin nur sehr kurz behandelt.

Wir finden (S. 611): »After completion of the first division the dyads are taken immediately into the second polar spindle and arranged at right angles to the spindle-axis, with the halves directed

---

[1]) Bei meiner Durchsicht einer Mehrzahl von Griffins Präparaten sind mir Chromosomenformen, wie die in *w* und *x* abgebildeten, die von Grégoire als »absolument typique« angesehen werden, kein einziges Mal vor Augen gekommen.

toward either pole. A single traction-fiber is attached to one end of each. of the rods« . . . (S. 612) »At anaphase the ends attached to the traction-fibers are the first to diverge, while the free extremities cleave together, producing a more or less open V« . . . »At telophase the chromosomes remaining within the egg pass into minute vesicles which, by fusion or close aggregation, constitute the egg nucleus«.

Indem er es für selbstverständlich hält, daß die sich trennenden Tochterchromosomen der zweiten Reifungsteilung mit den beiden Längshälften eines Tochterchromosoms der ersten identisch sind, faßt Griffin die zweite Reifungsteilung in *Thalassema* als eine Reduktionsteilung auf.

Gerade in diesem Punkt ist aber seine Beschreibung recht unvollständig, und eine geauere Untersuchung der Prophasenstadien der zweiten Reifungsteilung ergibt, daß eine solche Identität in *Thalassema* kaum bewiesen werden kann.

Die Chromosomen der zweiten Reifungsteilung zeigen nämlich von Anfang an keine einfache »Dyaden«-Struktur. Die längeren terminal befestigten Chromosomen (Figg. 99—100) scheinen, wenn sie in günstiger Lage betrachtet werden, wie in *Nereis* aus vier parallelen Fädchen zusammengesetzt zu sein, — die kleineren, die mit breiter Fläche der Spindeloberfläche anliegen, zeigen Kreuz- oder »Tetraden«-Form. — Eine der beiden Spalten, die in diesen Chromosomen sichtbar sind, ist sicherlich mit der Längsspalte der Tochterchromosomen der ersten Reifungsteilung identisch; ob aber diese Spalte auch den Plan der folgenden Teilung repräsentiert, läßt sich n dem vorliegenden Material nicht entscheiden.

Ein Vergleich mit den später folgenden Teilungen in *Thalassema* sowie mit den klarer hervortretenden Verhältnissen in *Nereis* macht es dabei überwiegend wahrscheinlich, daß die Chromosomen der zweiten Reifungsteilung nicht als terminal befestigte »Dyaden«, sondern als median befestigte V-förmige Chromosomen zu betrachten sind, die durch starke Annäherung ihrer Arme Stäbchenform angenommen haben. In der Tat läßt sich hier, wie in *Nereis*, der Unterschied zwischen der zweiten Reifungsteilung und den später folgenden Mitosen ganz natürlich durch das Fehlen einer Ruheperiode vor dieser Teilung und die daraus folgende Verkürzung ihrer Prophasenstadien erklären.

Die zuerst genau terminale Insertion der stäbchenförmigen Chromosomen (Figg. 101—102) wird, wie in *Nereis*, oft in eine subtermi-

nale verändert, und zwar kommen, als Übergang zwischen beiden Insertionsweisen, trianguläre Verbindungen der Tochterchromosomen nicht selten zum Vorschein (Figg. 103—104). — Nach vollständiger Trennung der stäbchenförmigen Tochterchromosomen läßt sich zuweilen in ihnen die Spur einer Längsteilung wahrnehmen (Fig. 106); meistens ist dies jedoch nicht der Fall.

Der weibliche Vorkern wird, wie von GRIFFIN erwähnt, durch Karyomerenbildung angelegt; doch werden dabei die Chromosomen nicht direkt in Karyomeren umgebildet, sondern es erfolgt, wie in *Nereis*, eine Flüssigkeitsansammlung an der Seite jedes Chromosoms (Fig. 107).

Das Verhalten des Chromatins in den Furchungsteilungen wird von GRIFFIN mit den folgenden Worten beschrieben (S. 613):

»With the complete disappearance of the nuclear membrane, the spireme becomes closely compacted in the equatorial plane. Bead-like swellings occur at regular intervals along the entire length of the thread; these mark out the chromosomes. By transverse division at these swellings, there result 24[1]) pin-shaped chromosomes, attached by their heads to the traction-fibers«.

Was GRIFFIN hier beschreibt — ein noch ungeteiltes Spirem in die Äquatorialplatte eingestellt —, würde wohl, wenn es bestätigt werden könnte, eine einzig dastehende Tatsache repräsentieren. — Doch, was er gesehen hat, ist nicht ein ungeteiltes Spirem, sondern eine Gruppe kreuzförmiger Chromosomen, die, wie in *Nereis*, mit weit gespreizten Armen der Spindel dicht anliegen (Figg. 109—110). — Schon innerhalb der Kernmembran lassen sich in günstigen Fällen die voneinander getrennten, kreuzförmigen Chromosomen wahrnehmen (Fig. 108).

Wie in *Nereis*, so dauert auch in *Thalassema* das kreuzförmige Stadium der Chromosomen nur kurze Zeit; in der späteren Prophase derselben Mitose (Figg. 111, 114) finden wir die Chromosomenarme

---

[1]) In betreff der Chromosomenzahl stimmen meine Resultate mit denjenigen von GRIFFIN (1899) und LEFEVRE (1907) nicht überein, indem ich in den Reifungsteilungen mit Sicherheit mehr als zwölf (die von beiden Verfassern erwähnte Zahl) Chromosomen, und zwar sowohl in einer Prophase der zweiten Reifungsteilung (Fig. 100 *a—b*) als in beiden Tochterplatten der Anaphase derselben Teilung (Fig. 105 *a—b*) deren 16—17 vorgefunden habe. — In der Tat sind auch von GRIFFIN einmal (Taf. 31, Fig. 10) mehr als zwölf Chromosomen abgebildet worden.

schon paarweise einander genähert, so daß wir jetzt von median befestigten, längsgespaltenen, V-förmigen Chromosomen sprechen können.

Vor der Trennung der Tochterchromosomen werden aber auch die beiden Arme dieser V-förmigen Chromosomen einander bis zur Berührung genähert, (Fig. 115) — die V-förmigen Chromosomen sind dadurch in stäbchenförmige, terminal befestigte verändert worden. — Nur ausnahmsweise habe ich Fälle gefunden, in welchen die Trennung der Tochterchromosomen schon während des V-förmigen Stadiums der Mutterchromosomen eingeleitet worden ist (Figg. 112, 113).

Die terminale Insertion der Chromosomen wird während der Anaphase überall in eine subterminale verändert; so kommen die »stecknadelförmigen« Tochterchromosomen Griffins zustande (Fig. 116). — In diesen Tochterchromosomen konnte ich nie, trotzdem sie ihrer Genese nach zweifellos aus zwei Längshälften zusammengesetzt sind, eine Längsspalte wahrnehmen.

Die Tochterkerne werden hier wieder durch Karyomerenbildung angelegt, indem an der Seite jedes Chromosoms Flüssigkeitstropfen angesammelt werden. Die Chromosomen selbst scheinen dabei beträchtlich dünner und spiralig gedreht zu werden (Fig. 118). — Mein Material solcher Stadien war nicht groß, und bei der dichten Lagerung der Karyomeren habe ich in *Thalassema* nicht sicher entscheiden können, ob die Verschmelzung beider Längshälften der Chromosomen auch während der Karyomerenbildung noch bestehen bleibt, oder ob, wie in *Nereis*, die Flüssigkeitansammlung zwischen beiden Armen der V-förmigen Chromosomen stattfindet. — Bilder wie Fig. 119 scheinen jedoch zugunsten der letzteren Auffassung zu sprechen.

Sicher ist es jedenfalls, daß die Verschmelzung beider Hälften eines Chromosoms keine permanente ist. In der Prophase der zweiten Reifungsteilung kommen die Chromosomen nämlich wieder in Kreuzform zum Vorschein. — Die Chromosomen der zweiten Furchungsteilung durchlaufen dann wieder dieselbe Reihe von Umbildungsstadien wie diejenigen der ersten.

Wie lange ein so kompliziertes Verhalten noch unverändert bestehen bleibt, ließ sich an dem mir zur Verfügung stehenden Material von *Thalassema* nicht entscheiden. — Ich habe daher mit Freude eine Gelegenheit benutzt, die mir von Herrn Dr. N. Yatsu, Columbia Univ., geboten wurde, diese Frage an den Eiern einer Nemertine, *Cerebratulus lacteus*, weiter zu verfolgen.

Cerebratulus lacteus Hubr. (Taf. XIX).

Die Reifungs- und Furchungsteilungen von *Cerebratulus* sind denjenigen von *Thalassema* so ähnlich, daß ich es für überflüssig halte, ihren Verlauf hier noch einmal zu wiederholen. — Hier interessiert uns nur die Frage von der Dauer der in den ersten Furchungsteilungen auftretenden Prophasenstrukturen der Chromosomen. Wie lange sieht man noch ein kreuzförmiges Prophasenstadium der Chromosomen auftreten? und in welcher Weise geschieht in ihnen der Übergang zu einem typischen Verhalten?

Um diese Fragen zu lösen habe ich in den nacheinanderfolgenden Furchungsteilungen überall ein und dasselbe Stadium — dasjenige der Auflösung der Kernmembran — eingehend untersucht (Figg. 120—123).

In Fig. 120 ist ein Bild aus der Prophase der zweiten Furchungsteilung ($2^1/_4$ St. nach d. Befr.) dargestellt worden. Wie auf dem entsprechenden Stadium in *Nereis* und *Thalassema* kommen auch hier die Chromosomen zuerst in Kreuzform zum Vorschein; sie werden in dieser Form an der Spindel befestigt, gehen aber dann sehr bald durch paarweise Annäherung ihrer Arme in die V-Form über.

Eine Stunde später ($3^1/_4$ St. nach d. Befr.) ist das 8-Zellenstadium meistens erreicht; man wird also jetzt in den Präparaten verschiedene Stadien der dritten und vierten Furchungsteilung vorfinden. — Die hier gefundenen Prophasenbilder sind nicht mehr so einförmig, wie es früher der Fall war. Bilder wie Fig. 120 kommen noch zerstreut vor, sie treten aber gegen andre, in welchen die Chromosomen nicht als Kreuze, sondern als dickere Fädchen zum Vorschein kommen, in den Hintergrund (Fig. 121). Die auf der jungen Spindel befestigten Chromosomen sind hier V-förmig gebogen, mit medianer Insertion.

Später schwindet die Kreuzform der Chromosomen vollständig aus der Prophase; 4 Stunden nach der Befruchtung (Fig. 122) sieht man zur Zeit der Auflösung der Kernmembran nur fadenförmige Chromosomen, in denen eine Längsteilung noch nicht sichtbar ist.

Fig. 123 endlich gibt ein Prophasenbild aus einer Larve mit ca. 128 Zellen ($6^1/_2$ St. nach d. Befr.). Die dichte Lagerung der Chromosomen macht eine Analyse dieser Stadien recht schwierig. Doch scheint es hier in vielen Fällen sicher hervorzugehen, daß die Chromosomen schon zur Zeit der Auflösung der Kernmembran Stäbchenform angenommen haben und terminal an der Spindel be-

festigt werden. — Die Bilder der späteren Prophase zeigen hier, wie auch in allen früheren Furchungsteilungen, eine genau terminale Insertion der Chromosomen, die während der Anaphase in eine subterminale verändert wird.

Wir finden nach dem obigen bei einer Zusammenstellung von entsprechenden Stadien nach einander folgender Furchungsteilungen eine schrittweise Veränderung im Verhalten der Chromosomen. Ihre für die ersten Teilungen charakteristische Kreuzform wird später von einer ebenso charakteristischen V-Form verdrängt, während die Insertion immer noch an derselben Stelle der Chromosomen, dem Mittelpunkt der ursprünglichen Kreuze, stattfindet; später schwindet aber auch die V-Form der Chromosomen aus dem Prophasenbild, und sie werden terminal an den Spindelfasern befestigt.

Diese Entwicklung entspricht vollständig der in *Cerebratulus* wie in *Thalassema* innerhalb jeder der Furchungsteilungen vor sich gehenden Veränderung im Aussehen der Chromosomen, indem auch hier die zuerst kreuzförmigen Chromosomen durch paarweise Annäherung ihrer Arme in V-förmige, diese aber wieder durch weitere Annäherung ihrer beiden Hälften in stäbchenförmige Chromosomen verändert werden.

Aus einer solchen Genese erfolgt, daß die Tochterchromosomen aus zwei V-förmig aneinandergebundenen Längshälften bestehen müssen. — Diese beiden sind aber in der frühen Anaphase so dicht miteinander verschmolzen, daß eine Längsspalte sich nicht nachweisen läßt; nur zuweilen läßt sich bei der Trennung zweier Schwesterchromosomen eine Doppelheit derselben vermuten (Fig. 124). Die terminale Insertion der stäbchenförmigen Chromosomen ist während der Anaphase in eine subterminale verändert worden, so daß die Tochterchromosomen hier, wie in *Thalassema*, stecknadelförmg sind.

Die Zusammensetzung der Tochterchromosomen aus zwei Längshälften tritt jedoch später wieder klar hervor, indem die intime Verbindung der letzteren vor der Karyomerenbildung gelöst wird (Fig. 125).

Die Karyomeren werden, wie in *Nereis*, durch Flüssigkeitsansammlung zwischen beiden Armen der Tochterchromosomen gebildet (Figg. 126—129). Die Chromosomen selbst werden dabei sehr erheblich verjüngt und liegen als dünne, spiralig gewundene Fädchen den Karyomeren oberflächlich an (Fig. 128). — Durch Größenzunahme und Verschmelzung der Karyomere werden dann zuletzt die Furchungskerne gebildet (Fig. 129).

Kap. B: Diskussion.

Heterotypische Charaktere der Chromosomen.

Die drei im obigen beschriebenen Würmer stimmen in betreff ihrer Chromosomenverhältnisse in wesentlichen Punkten miteinander überein, indem in allen Arten die heterotypischen Charaktere der ersten Reifungsteilung sich noch während der Furchung des befruchteten Eies geltend machen. In jeder der ersten Furchungsteilungen sieht man so die für die erste Reifungsteilung als charakteristisch betrachteten Eigentümlichkeiten, eine verfrühte Teilung der Chromosomen mit weiter Spreizung ihrer Teile, die wohlbekannten heterotypischen Metaphasenstrukturen mit Ring- oder Kreuzbildung während der Trennung der Tochterchromosomen und endlich auch eine mehr oder weniger deutliche Längsspalte in den letzteren, wieder zutage treten. — Diese heterotypischen Charaktere treten in allen Arten in der ersten Reifungsteilung zum ersten Male und sogleich in voller Entwicklung zum Vorschein, um im Laufe der folgenden Mitosen allmählich wieder zu schwinden, — und zwar dauert die heterotypische Periode in den großen *Nereis*-Eiern am längsten (11 bis 15 Stunden nach der Befruchtung), während sie in den kleinen Eiern von *Nereis* sowie in *Thalassana* und *Cerebratulus* schon fünf bis sechs Stunden nach der Befruchtung beendigt ist.

Mit dem Nachweis, daß die heterotypischen Charaktere auch außerhalb der Reifungsteilungen zum Vorschein kommen, haben diese, wie schon in meiner vorläufigen Mitteilung erwähnt, für eine Entscheidung der Frage nach der Chromosomenreduktion ihre Bedeutung verloren. — Ihr konstantes Auftreten in der ersten Reifungsteilung mit mehr oder weniger raschem Schwinden in der zunächst folgenden Periode zeigt jedoch, daß die heterotypischen Charaktere als Begleiterscheinungen der Chromosomenreifung betrachtet werden müssen.

— Welches ist dann aber die Natur dieser heterotypischen Chromosomencharaktere, und wie läßt sich ihr so konstantes Auftreten bei allen bekannten Tier- und Pflanzenformen erklären, wenn sie nicht den fundamentalen Reifungsvorgängen Ausdruck geben? — Diese Fragen werden im folgenden durch eine Analyse der heterotypischen Strukturen näher erörtert werden.

Eine außerhalb der Reifungsteilungen auftretende, in allen ihren Phasen heterotypische Mitose ist wohl bis jetzt nur in der Furchung

der *Nereis*-Eier nachgewiesen worden. — Zerstreut kommen aber die heterotypischen Charaktere recht häufig vor, und HÄCKER (1907) konnte so, noch ohne Kenntnis der Chromosomenverhältnisse in *Nereis*, den Satz aussprechen, daß (S. 105) »eigentlich kein einziges der als besonders charakteristisch bezeichneten Merkmale ausschließlich der heterotypischen Teilung der Reifungsperiode zukommt.« — Das lockere Spirem der jungen Kerne, die Doppelfäden mit überkrenzten Einzelfäden späterer Stadien, die Ringbildungen und die gedrungene Gestalt der Chromosomen, die Tonnenfiguren der Teilungsbilder, die anaphasische Längsspaltung der Tochterchromosomen und endlich auch die Halbierung der Chromosomenzahl — alle diese Charaktere werden nach HÄCKER vereinzelt und in den verschiedensten Objekten auch außerhalb der Reifungsteilungen vorgefunden. HÄCKER betrachtet daher auch (S. 109) »die heterotypische Teilung des Salamanderhodens« als »einen Grenzfall eines auch sonst weitverbreiteten, von den gewöhnlichen (typischen) Mitosen durch eine Reihe von Merkmalen unterschiedenen Teilungsmodus«.

Schon vor dem Erscheinen von HÄCKERS Abhandlung hatte ich auf Grundlage meiner *Enteroxenos*- (1905, 06) und *Nereis*-Untersuchungen (1907) einen ähnlichen Standpunkt vertreten. — Trotz der großen Übereinstimmung unsrer Resultate kann ich jedoch HÄCKER nicht in dem Schluß folgen, daß (S. 109) »das Auftreten des heterotypischen Teilungsmodus als Ausdruck eines nicht oder nur wenig differenzierten Zustandes der Zelle anzusehen« ist. Wenn dies der Fall wäre, ließe sich nicht einsehen, warum die heterotypischen Charaktere in den Oo- (bzw. Spermato)-cyten I so viel häufiger und stärker hervortretend zum Vorschein kommen sollten als in den wohl nicht höher differenzierten Oo- und Spermatogonien. Wenn sie auch vereinzelt in andern Stadien der Keimbahn gefunden worden sind (HÄCKER 1892), so beweist doch ihr konstantes Auftreten vor der ersten Reifungsteilung, daß die Chromosomen gerade in dieser Zellgeneration gewisse Veränderungen erlitten haben müssen, die den heterotypischen Strukturen zugrunde liegen.

Es liegt hier natürlich sehr nahe, auf die in den jungen Oo- (Spermato-)cyten sich abspielenden Konjugationsvorgänge hinzublicken, um etwaige Verhältnisse zu finden, die die heterotypischen Charaktere der zunächst folgenden Mitosen bewirken können. — Trotz vieler Verschiedenheiten in den Resultaten stimmen bis jetzt alle Untersucher darin überein, daß die Chromosomen während dieser Periode

ein von demjenigen aller andern Zellgenerationen verschiedenes Verhalten aufweisen. — Ich denke hier zunächst nicht an die inneren Veränderungen, die, unsrer Beobachtung nicht zugänglich, wahrscheinlich in einer Verschmelzung oder einem Austausche der kleinsten Chrosomenbestandteile zu ersehen sind, sondern nur an die äußeren Umbildungen, die eine solche Konjugation der Chromosomenteile konstant begleiten, — entweder als notwendige Vorbedingungen, um die Konjugation zu erleichtern oder zu ermöglichen, oder als eine äußere Wirkung der während der Konjugation schon vollbrachten inneren Veränderungen.

In erster Reihe ist hier eine Veränderung der Konsistenz der Chromosomen in Betracht zu ziehen. Daß eine solche zur Zeit der Chromosomenkonjugation wirklich stattfindet, dies wird durch die vielen Kontroversen in der Deutung dieses Stadiums zur Genüge illustriert; kein andres Stadium bietet wohl für Fixierung und Färbung so große Schwierigkeiten. Die allgemein verbreitete Auffassung dieses Stadiums als einer »Synapsis« des Chromatins — eine Auffassung, die von A. und K. E. Schreiner (1905, 06 a—b, 1908) für viele Objekte auf eine mangelhafte Fixation zurückgeführt worden ist — zeigt dabei auch, daß die Konsistenzveränderung des Chromatins in erster Reihe durch eine gesteigerte Tendenz zum Zusammenfließen zu Tage tritt, daß mit anderen Worten das Chromatin auf dem Stadium der Konjugation mehr dünnflüssig ist als auf andern Stadien der Keimbahn.

Das Bild der heterotypischen Mitose stimmt mit dieser Annahme aufs beste überein. — In der ersten Reifungsteilung vieler Objekte sind die Chromosomenenden kugelig aufgetrieben: in andern (vielen Insekten) zeigen die ganzen Chromosomen eine tropfenförmige Abrundung. Auch die kreuzförmigen Metaphasenstrukturen der heterotypischen Mitose sowie die verschiedenen Übergangsformen zwischen Ring- und Kreuzformen ließen sich durch die Annahme einer verringerten Elastizität der Chromosomen verstehen.

Die verschiedenen Zeichen einer mehr oder weniger flüssigen Konsistenz der Chromosomen, die in den Reifungsteilungen so auffallend sind, treten meistens schon am Ende dieser Teilungen wieder zurück, so daß beim Beginn der Furchung die gewöhnliche Konsistenz der Chromosomen wiederhergestellt scheint. — In *Nereis* sieht man jedoch noch während der ersten Stunden der Furchung ein langsames Zurückkehren zu den typischen Konsistenzverhältnissen vor sich gehen; tropfenförmige Auftreibungen der Chromosomenenden kommen

noch lange zerstreut vor (Figg. 41, 71), und ein Vergleich der Metaphasenstrukturen nacheinander folgender Furchungsteilungen zeigt, wie die Chromosomen erst schrittweise ihre ursprüngliche Elastizität wiedererwerben. In den ersten Furchungsteilungen scheint die Chromatinsubstanz noch sehr plastisch zu sein, und Kreuzbildungen kommen hier recht häufig zum Vorschein (Figg. 46—47); später wird ihre Konsistenz immer fester, bis die Tochterchromosomen zuletzt ohne scharfe Knickungen als steife, elastische Fädchen voneinander getrennt werden. (Figg. 69, 76—79, 86—88.)

Ein zweiter heterotypischer Charakter ist in einer verfrühten Teilung der Chromosomen zu ersehen; eine solche ist vor der ersten Reifungsteilung schon in den verschiedensten Objekten wahrgenommen worden. Die verfrühte Trennung der Tochterchromosomen dieser Mitose ist allgemein dahin erklärt worden, daß hier nicht die beiden Längshälften eines Chromosoms, sondern zwei Ganzchromosomen, die früher konjugiert haben, von einander getrennt werden. — Sowohl in *Nereis* als in *Thalassema* und *Cerebratulus* haben wir jedoch gefunden, daß eine verfrühte Teilung der Chromosomen nicht nur in beiden Reifungsteilungen, sondern auch in den ersten Furchungsteilungen stattfindet, indem die später zu trennenden Tochterchromosomen hier von den beiden Armpaaren der Prophasenkreuze schon repräsentiert sind.

Noch eine dritte Eigentümlichkeit ist aus der Prophase der ersten Reifungsteilung bekannt, nämlich eine auffallend große Entfernung beider Längsteile der Chromatinfädchen sowie auch eine eigentümliche Anordnung der letzteren im Kernraum. Auch dies ist aber nicht nur den Reifungsteilungen eigen; auch in den ersten Furchungsteilungen der oben beschriebenen Würmer sieht man die beiden Längshälften der Chromosomen sich kreuzförmig auseinanderspreizen. — Diese Tendenz zu starker Spreizung der Chromosomenteile, die als ein dritter heterotypischer Charakter betrachtet werden kann, läßt sich am besten bei *Nereis* studieren. In beiden Reifungs- und in den ersten Furchungsteilungen sieht man sie hier in jeder Prophase rhythmisch auftreten, um jedesmal im Laufe der Mitose wieder abgeschwächt zu werden. Die zuerst weit gespreizten Arme der Prophasenkreuze nähern sich früher oder später — zuerst paarweise zur Bildung V-förmiger Chromosomen, dann werden auch zuletzt die beiden Arme dieser Chromosomen einander zur Berührung genähert.

Ein Vergleich der nacheinander folgenden Furchungsteilungen in *Nereis* zeigt auch, daß die Spreizung der Chromosomenteile in

den ersten Teilungen am stärksten hervortritt und dementsprechend auch länger dauert, während sie in den späteren Teilungen mit abnehmender Intensität auch von einer immer kürzeren Dauer ist. So sieht man in den ersten Furchungsteilungen die V-Form der Chromosomen bis zur Anaphase hin (Figg. 46, 47) bestehenbleiben; erst nach vollendeter Trennung der Tochterchromosomen nähern sich die beiden Arme derselben (Fig. 48), so daß sie ein stäbchenförmiges Aussehen erreichen. In späteren Teilungen dagegen nehmen die V-förmigen Chromosomen schon vor der Trennung ihrer Tochterchromosomen Stäbchenform an (Figg. 74, 75, 84, 85), und zuletzt scheint auch das V-förmige Stadium — wie früher die Prophasenkreuze — aus der Mitose zu verschwinden (Fig. 123).

In *Thalassema* und *Cerebratulus* treten die Spreizungsphänomene nicht so stark hervor wie in *Nereis*. Die Prophasenkreuze sind hier nur von kurzer Dauer, und schon in der ersten Furchungsteilung werden die Arme dieser Kreuze vor der Trennung der Tochterchromosomen nicht nur paarweise, sondern auch zu vieren dicht vereinigt (Figg. 109—115), so daß die Tochterchromosomen schon vom ersten Augenblicke an Stäbchenform haben (Figg. 116—117).

Die drei hier besprochenen heterotypischen Charaktere — eine mehr oder weniger flüssige Konsistenz der Chromosomen, ihre Tendenz zu verfrühter Teilung und die rhythmisch wiederkehrende Spreizung der Chromosomenteile —, die, wie eine nähere Analyse zeigt, unabhängig voneinander auftreten, können einander supplieren oder entgegenwirken. Durch verschiedene Kombinationen dieser heterotypischen Charaktere lassen sich dann auch, wie unten gezeigt werden soll, die stark variierenden Chromosomenformen der heterotypischen Periode erklären.

Prophasenstrukturen.

Über die Prophasenstrukturen der Chromosomen in der ersten Reifungsteilung existiert schon eine umfassende und wohlbekannte Literatur, die, trotz vieler Variationen in Einzelheiten, im großen und ganzen doch ein einheitliches Bild dieses Stadiums in den verschiedensten Objekten ergibt. — Die Chromosomen sind im großen Keimbläschen meistens oberflächlich gelegen und anscheinend möglichst weit voneinander entfernt, oder sie sind im ganzen Kernraum in regelmäßigen Windungen aufgerollt. Unter den von gewöhnlichen Mitosen oft stark abweichenden Chromosomenformen treten verschiedene Ring- und Kreuzbildungen in den Vordergrund.

Auch in betreff der Prophasenformen der zweiten Reifungsteilung stimmen — wie es vor allen von GRÉGOIRE (1905) und A. u. K. E. SCHREINER (1906—1907) gezeigt worden ist — die verschiedensten Objekte sehr wohl miteinander überein, indem auch hier Kreuzbildungen außerordentlich häufig auftreten, während Prophasenringe vor dieser Mitose nur ausnahmsweise [*Enteroxenos*, BONNEVIE 1905, (06)] vorgefunden worden sind. — Ebensolche gleicharmige Kreuze kommen in *Nereis*, *Thalassema* und *Cerebratulus* auch in den Prophasen der ersten Furchungsteilungen wieder zum Vorschein, und zwar hier als die allein auftretende Chromosomenform. — In späteren Furchungsteilungen dagegen sind die Chromosomen auch in diesen Arten schon von ihrem ersten Auftreten an einfach fadenförmig.

Von welchen Faktoren sind nun diese verschiedenen Prophasenformen in ihrer Entstehung abhängig — und wie läßt sich der Unterschied zwischen der ersten Reifungsteilung mit stark variierenden Prophasenformen und den späteren, wo die gleicharmigen Kreuze allein vorherrschen, erklären?

Als Ausgangspunkt für eine Beantwortung dieser Fragen werden wir hier zuerst die gleicharmigen Kreuze der ersten Furchungsteilung in *Nereis* betrachten. — Solche Kreuze sind, wie schon erwähnt, außer in den Reifungs- und Furchungsteilungen der hier behandelten Würmer, auch in der Interkinese zahlreicher andrer Formen vorgefunden worden. Nach den Untersuchungen von VEJDOVSKY und MRAZEK (1903) und VEJDOVSKY (1907) bilden sie bei verschiedenen Oligochaeten (*Rhynchelmis*, *Ilyodrilus* und *Enchytraeus*) die am meisten typische Prophasenform der Reifungsteilungen.

Bei der Entstehung solcher gleicharmiger Kreuze müssen zwei der oben erwähnten heterotypischen Charaktere wirksam sein, einerseits die verfrühte Teilung der Chromosomen, andrerseits auch die Tendenz zur Spreizung ihrer Teile. — Eine verfrühte Teilung der Chromosomen ist zwar für die Kreuzbilduug notwendig, sie würde aber nicht genügen, die Prophasenkreuze hervorzubringen, wenn die spreizenden Kräfte der Chromosomen nicht auch wirksam wären. Die unter sich median verbundenen Tochterchromosomen werden unter der Wirkung dieser Kräfte an der Verbindungsstelle rechtwinklig geknickt — d. h. sie werden so eingestellt, daß zwischen allen Teilen der Chromosomen der möglichst größte Abstand erreicht wird.

Für diese Spreizung der Chromosomenteile, die in der Bildung gleicharmiger, rechtwinkliger Kreuze Ausdruck findet, läßt sich wohl

zurzeit noch keine befriedigende Erklärung geben. — Doch möchte ich in dieser Verbindung die Arbeiten von Ralph S. Lillie (1905a und b) erwähnen, in welchen er die gegenseitige Lage der Chromosomen im Keimbläschen und in der Äquatorialplatte durch elektrische Phänomene zu erklären versucht hat. — Schon früher (1903) hat er den experimentellen Nachweis gebracht, daß Spermakerne, die ja wesentlich nur aus Chromatin bestehen, ein negativ elektrisches Potential tragen; dann hat er auch gezeigt, daß fließende Magnete, die durch Fädchen zu kürzeren oder längeren Reihen verbunden waren, unter gegebenen Umständen eine gegenseitige Stellung einnehmen, die an die Verteilung der Chromatinfädchen im Kern und in der Äquatorialplatte auffallend erinnert. — Er glaubt daraus schließen zu können, daß die Chromosomen, wie die Spermakerne, vor der Mitose negativ elektrisch sind, und daß sie sich aus diesem Grunde gegenseitig abstoßen; durch äußere Kräfte (Kernmembran, die Kräfte der achromatischen Figur) würde dann andrerseits ihrer Entfernung eine Grenze gesetzt werden.

Wenn Lillie mit seiner Annahme eines elektrischen Potentials der Chromosomen Recht hat — was zwar durch seine bis jetzt ausgeführten Experimente noch nicht bewiesen ist —, dann würden die Prophasenkreuze hierin eine Erklärung finden. Die elektrischen Kräfte würden ja nämlich nicht nur eine gegenseitige Abstoßung der verschiedenen Chromosomen bewirken, sondern sie müßten auch notwendigerweise eine Spreizung der Teile jedes einzelnen derselben mit sich führen. — Eine ebensolche Spreizung könnte aber auch durch osmotische Kräfte bewirkt werden, und wir können vorläufig nichts andres aussagen. als daß sowohl die Spreizung der einzelnen Chromosomen als auch ihre Verteilung im Kern in solcher Weise stattfindet, als wenn die Chromatinpartikeln einander gegenseitig abstießen. Es ist schon oben erwähnt worden, daß diese Spreizungsphänomene während der heterotypischen Periode in jeder Prophase zutage treten, um im Laufe der Mitose jedesmal wieder zu schwinden. Welches daher auch die Kräfte sind, die die Spreizung der Prophasenkreuze verursachen, — sie sind nicht an permanente Eigenschaften der Chromosomen gebunden, sondern vielmehr als Glied einer rhythmisch sich abspielenden Mechanik der Mitose zu betrachten.

Es fragt sich nun aber, ob diese Spreizung der Chromosomenteile, die in den Prophasenkreuzen von *Nereis* und andern Würmern so deutlich zutage tritt, auch dort vorhanden ist, wo andre Chromosomenformen die Prophasen charakterisieren.

Die Entstehung von Prophasenkreuzen ist, wie schon oben erwähnt, von zwei heterotypischen Charakteren abhängig, und die spreizenden Kräfte können, ebensowenig wie die verfrühte Teilung, für sich allein eine solche Cromosomenform hervorbringen. — Die in *Nereis* gefundenen Verhältnisse zeigen aber, daß diese beiden Charaktere voneinander unabhängig sind. Eine Tendenz zu verfrühter Teilung der Chromosomen macht sich nur in den 3—4 ersten Furchungsteilungen geltend, während deutliche Spreizungsphänomene in den großen *Nereis*-Eiern mehr als elf Stunden nach der Befruchtung nachweisbar sind. So lange werden die Chromosomen jedesmal in weit gespreizter V-Form auf der Spindel befestigt, um erst nachträglich eine Annäherung ihrer Arme zu erleiden.

Wenn wir jetzt zu den in andern Objekten bekannten Verhältnissen übergehen, werden wir zuerst die Verbreitung der Prophasenkreuze untersuchen. — Die Literatur gibt zwar in diesem Punkte nur sehr geringen Aufschluß. Die Existenz von Prophasenkreuzen in der Furchung ist in der Tat, so weit mir bekannt, in keinen andern Objekten bis jetzt nachgewiesen worden. Doch sind die Furchungsteilungen in sehr vielen Arbeiten im Verhältnis zu den Reifungsteilungen recht stiefmütterlich behandelt worden, und gewisse Befunde, die in der Literatur nur mit einigen Worten berührt worden sind, werden sich vielleicht bei einer näheren Untersuchung in einer Weise deuten lassen, die mit den in *Nereis* gefundenen Verhältnissen übereinstimmt.

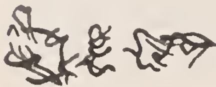
Ich habe schon oben erwähnt, daß die Prophasenkreuze in der Furchung von *Thalassema* von GRIFFIN (1899) als ein in der Äquatorialplatte zusammengezogenes Spirem gedeutet wurden. Ganz entsprechende Ausdrücke werden nun aber auch von andern Verfassern in betreff der ersten Furchungsteilung gebraucht, und auch gewisse Abbildungen dieses Stadiums stellen Verhältnisse dar, die den in *Nereis* und *Thalassema* gefundenen Bildern nicht ungleich sind.

So sind von HÄCKER (1892) aus der normalen Furchung von *Cyclops* »Doppelfäden mit überkreuzten Einzelfäden« beschrieben und abgebildet worden. — MATTIESEN (1904) beschreibt für eine Süßwasserturbellarie (*Dendrocoelum lacteum*), wie die (S. 310) »lang und dünn« gewordenen Chromatinfäden der Vorkerne sich »in einem wirren Knäuel zu einer Äquatorialplatte« ordnen. Seine Fig. 45, in der ein solches Stadium mit schwacher Vergrößerung abgebildet ist, läßt dabei vermuten, daß hier in Wirklicheit Prophasenkreuze vorhanden sind. — Weiter finden wir in JENKINSONS (1904) Beschreibung

der ersten Furchungsteilung von *Axolotl*, daß (S. 439) »the chromosomes at first project to one side and the other of the equatorial plane, but soon lie wholly in it«. Die begleitenden Abbildungen, besonders die in Textfig. O dieser Abhandlung reproduzierte, deuten auch hier darauf hin, daß die Chromosomen zur Zeit ihrer Befestigung an der Spindel kreuzförmig seien. — In seiner soeben erschienenen Arbeit beschreibt endlich auch VEJDOVSKY (1907) für die erste Furchungsteilung in *Rhynchelmis*, wie (S. 53) »das chromatische Netz sich zu einem unverhältnismäßig kleinen Knäuel« zusammenzieht und »in die Äquatorialebene zu liegen« kommt.

Wenn ich aber auch in der Vermutung recht habe, daß Prophasenkreuze in den Furchungsteilungen der erwähnten Formen vorkommen, so ist es doch auf der andern Seite sicher, daß sie in vielen andern Objekten nicht zum Vorschein kommen (*Ascaris*, *Enteroxenos* u. a.); ich möchte daher keineswegs das Auftreten von Prophasenkreuzen als einen allgemeinen Charakter der ersten Furchungsteilungen betrachten.

Textfig. O.



Chromosomen der ersten Furchungsteilung beim *Axolotl*. (Nach JENKINSON 1904, Fig. 37.)

Wenn wir uns aber daran erinnern, daß eine Spreizung der Chromosomenteile nur unter gewissen Bedingungen (verfrühte Chromosomenteilung mit medianer Verbindung der Tochterchromosomen) zu Kreuzbildung führen kann, so werden wir auch außerhalb des Verbreitungsgebietes der Prophasenkreuze Spreizungsphänomene suchen können. — Eine solche Untersuchung ergibt, daß wir auch außerhalb der heterotypischen Periode Verhältnisse vorfinden, die darauf hindeuten, daß eine Spreizung der Chromosomenteile für jede Prophase charakteristisch, während der heterotypischen Periode aber sehr erheblich gesteigert ist.

Es läßt sich nämlich auch in der typischen vegetativen Mitose, z. B. in den lebhaft sich teilenden Wurzelzellen von *Allium* (BONNEVIE 1908, Fig. 68) ein Auseinanderweichen der Chromosomenteile in der Prophase nachweisen, wie es aus der ersten Reifungsteilung so wohl bekannt ist. Ähnliches ist auch von STRASSBURGER (1905) bei verschiedenen Pflanzen, von WALKER (1906) bei Leukocyten und von HÄCKER (1907) bei Radiolarien beschrieben worden. — Auch in dem eigentümlichen Verhalten der Chromosomen von *Allium* und andern Pflanzen bei ihrer Befestigung an der Spindel sehe ich eine Wirkung derselben Kräfte, die auch für die Bildung der Prophasenkreuze zugrunde liegen. Die *Allium*-Chromosomen liegen schon innerhalb der

Kernmembran V-förmig gebogen, und zwar in solcher Stellung, daß sie unmittelbar bereit scheinen, ihre Lage in der Äquatorialplatte einzunehmen; doch sieht man, sobald die Kernmembran aufgelöst wird, die beiden Hälften eines solchen Chromosoms weit auseinanderspreizen, so daß die fadenförmigen Chromosomen nunmehr für eine kurze Zeit der Spindelachse parallel zu liegen kommen (Bonnevie 1908, Figg. 52—54). Um ihre definitive Stellung in der Äquatorialplatte einnehmen zu können, müssen sie dann noch eine Drehung um 90° durchmachen.

Dieselben Kräfte, die den bekannten Spreizungsphänomene der Reifungsperiode zugrunde liegen, scheinen also auch während der typischen Mitose wirksam zu sein; nur ist ihre Wirkung hier lange nicht so stark wie in der ersten Zeit nach der Chromosomenkonjugation. — Eine Verstärkung der spreizenden Kräfte der Chromatinsubstanz kann auch, wie es von Häcker (1900) gezeigt worden ist, durch Ätherbehandlung künstlich hervorgerufen werden.

Das Auseinanderweichen der Chromosomenhälften während der Prophase der ersten Reifungsteilung, das von den Verteidigern einer Reduktionsteilung als Zeichen einer physiologischen Selbständigkeit dieser Hälften betrachtet worden ist, kann nach dem obigen nur als ein verstärkter Ausdruck der auch während der vegetativen Mitose wirksamen Kräfte angesehen werden. — Die Bedeutung der Spreizung kann dann aber nicht in dem Verhalten zwischen väterlichen und mütterlichen Chromosomenhälften zu suchen sein; sie scheint vielmehr von chemischen oder physischen Kräften, die in der Chromatinsubstanz als solcher wirksam sind, abhängig zu sein. — Das Auftreten einer klaffenden Spalte zwischen den Chromosomenteilen kann uns also über den Ursprung dieser Teile nichts erzählen.

Es bleibt uns jetzt noch übrig, den Unterschied zwischen der Prophase der ersten Furchungsteilung und derjenigen der ersten Reifungsteilung etwas näher zu besprechen, indem wir die Mannigfaltigkeit der Chromosomenformen der letzteren mit den allein auftretenden Prophasenkreuzen der ersteren vergleichen. Besonders werden wir dabei die in der ersten Reifungsteilung so oft vorkommenden Prophasenringe in Betracht ziehen.

Wie schon oben erwähnt, repräsentieren in *Nereis* die Prophasenkreuze auch in der ersten Reifungsteilung die am häufigsten auftretende Chromosomenform (Fig. 2 *a—g*). Sie sind hier aber meistens kürzer und dicker als in der Furchung und zeigen oft kugelig verdickte Endknöpfchen (Fig. 2 *a*) oder verschiedenartige

Verklebungen ihrer Arme (Fig. 2 *d*). — Dies alles deutet schon darauf hin, daß neben den zwei heterotypischen Charakteren, die für die Prophasenkreuze der Furchungsteilung bestimmend waren, sich hier auch der dritte, nämlich die Konsistenzveränderung, geltend macht.

Aus der flüssigen Konsistenz der Chromosomen erfolgt auch, wie schon von Häcker (1907) erwähnt, eine »Neigung der Chromosomen zur Endverklebung oder Agglutination«, die oft zu ringförmigen Verknüpfungen derselben führt. — Es ist klar, daß diese Neigung zur Agglutination den zur selben Zeit wirksamen spreizenden Kräften entgegenwirken muß; in den Prophasenringen ist die Neigung zur Agglutination überlegen gewesen, während in den gleicharmigen Kreuzen die spreizenden Kräfte triumphieren. Zwischen diesen beiden Extremen, den wohl entwickelten Ringen und Kreuzen, kommen dann auch die verschiedensten Zwischenformen mit teilweiser Spreizung oder annähernder Ringbildung zum Vorschein.

Der Bau der Prophasenringe — ob sie durch Zusammenbiegung eines einheitlichen Chromosoms oder durch Auseinanderweichen der mittleren Teile seiner beiden Längshälften gebildet werden sollen, — wird unter anderm auch von der Art und Festigkeit der Verbindung zwischen den letzteren abhängig sein. — Wenn, wie in *Nereis*, die mediane Verbindung beider Tochterhälften eines Chromosoms fest genug ist, den spreizenden Kräften zu widerstehen, dann können Prophasenringe, wenn überhaupt, so nur durch Zusammenbiegung der beiden Enden eines längsgespaltenen Fadens zustande kommen. Solche Ringe können natürlich nur ihrer Fläche nach geteilt werden (Fig. 5 *d-g*); die Ringform kann dann auch, wenn die Verklebung während der Teilung nicht gelöst wird, in den Tochterchromosomen wieder zum Vorschein treten (*Nereis* Fig. 6 *b*; *Enteroxenos* Bonnevie 1905, 06). Meistens löst sich jedoch schon während der Trennung der Tochterchromosomen die Verklebung der Chromosomenenden, so daß in der Anaphase zwischen ring- und V-förmigen Chromosomen kein Unterschied mehr besteht.

In andern Objekten dagegen, wo die Verbindung der Tochterchromosomen zu lose ist, um den spreizenden Kräften zu widerstehen, können sich auch Prophasenringe bilden, in denen jeder Halbring von einem Tochterchromosom repräsentiert wird. (Amphibien Flemming, *Allolobophora* Foot and Strobell, *Tomopteris* Schreiner)[1].

[1] Über die Bezeichnung dieser beiden Ringbildungen als »gelegentliche« und »typische« (A. und K. E. Schreiner 1907) siehe unten im Abschnitt »Metaphasenstrukturen«.

Der Unterschied zwischen der Prophase der ersten Reifungsteilung auf der einen Seite und denjenigen späterer Teilungen auf der andern läßt sich nach dem obigen durch eine verschiedene Kombination der heterotypischen Charaktere der Chromosomen erklären. — In der ersten Reifungsteilung sind sämtliche Charaktere noch wohl entwickelt, und die verfrüht geteilten Chromosomen sind wegen ihrer flüssigen Konsistenz zur Agglutination geneigt, zur selben Zeit, wo sie auch den stark spreizenden Kräften der heterotypischen Prophase ausgesetzt sind. Die Konsistenzveränderung verliert aber bald ihre Wirkung auf die Formbildung der Chromosomen, und die spreizenden Kräfte können, so lange noch eine verfrühte Teilung stattfindet, zur Bildung von typischen Prophasenkreuzen führen. — Bald schwindet jedoch auch der zweite heterotypische Charakter, die verfrühte Teilung; in den meisten darauf untersuchten Objekten ist er schon vor dem Beginn der Furchung nicht mehr zu spüren, in andern (*Nereis* u. a. Würmern) findet man ihn noch in den ersten Furchungsteilungen wirksam. Die heterotypische Periode läßt sich aber erst dann als beendigt betrachten, wenn auch ihr dritter Charakter, die ungewöhnlich starken spreizenden Kräfte, auf ein typisches Maß herabgesunken sind.

In betreff ihrer Prophasenstrukturen bilden die nach der Chromosomenkonjugation folgenden Mitosen eine kontinuierliche, durch allmähliches Schwinden der heterotypischen Eigenschaften charakterisierte Reihe. — Nur die zweite Reifungsteilung repräsentiert innerhalb dieser Reihe insofern eine Ausnahme, als sie ohne ein dazwischenliegendes Ruhestadium der ersten Reifungsteilung direkt folgt. Die Prophasenstrukturen kommen dann hier teils nicht zu voller Entwicklung, teils fallen sie zeitlich schon mit den Endstadien der ersten Reifungsteilung zusammen.

So ist es ja eine aus vielen Objekten bekannte Tatsache, daß die Tochterchromosomen der ersten Reifungsteilung schon früh eine Längsspaltung erleiden, die als die verfrühte Teilung der folgenden Mitose gedeutet worden ist. — In *Nereis* tritt diese Spalte erst relativ spät zum Vorschein, indem sie nur ausnahmsweise (Figg. 13 bis 14) während der ersten Reifungsteilung sichtbar ist. In andern Objekten (Amphibien, *Tomopteris*, gewisse Mollusken) läßt sie sich dagegen schon während der Trennung der Tochterchromosomen dieser Teilung deutlich wahrnehmen. — Auch noch früher, während der Prophase der ersten Reifungsteilung, läßt sich zuweilen eine Längsspaltung der Chromosomen nachweisen, die für diese Mitose keine

Bedeutung zu haben scheint, und die daher auch meistens mit der zweiten Reifungsteilung in Verbindung gesetzt wird. — So haben wir in *Nereis*, in den Prophasenkreuzen der ersten Reifungsteilung nicht selten eine Längsspaltung sämtlicher Arme vorgefunden (Fig. 2 f, g.); der Teilungsplan der ersten Reifungsteilung ist hier von den Winkeln zwischen je zwei Armpaaren dieser Kreuze repräsentiert, und die in den Armen selbst sichtbare Längsspalte muß, wenn sie überhaupt mit einer Chromosomenteilung in Verbindung gesetzt werden kann, als eine Vorbereitung zur zweiten Reifungsteilung betrachtet werden. — Ich spreche hier ausdrücklich nur von einer Vorbereitung der Chromosomenteilung, nicht von der Teilung selbst. Die beiden Längshälften verschmelzen nämlich wieder miteinander, und die definitive Längsspaltung der Chromosomen für die zweite Reifungsteilung findet in *Nereis* erst am Ende der ersten Teilung statt.

Nur in einem Objekt, *Ascaris megalocephala* hat man bis jetzt die für die zweite Reifungsteilung bestimmte Längsteilung der Chromosomen so früh als in der Prophase der ersten wirklich vollzogen gefunden. Die in diesem Objekt so oft beschriebenen »Tetraden« sind aus vier selbständigen Stäbchen zusammengesetzt, die in den beiden Reifungsteilungen auf vier Enkelzellen verteilt werden.

Dies stark heterotypische Verhalten der *Ascaris*-Chromosomen ist zuerst von Boveri (1887) demonstriert worden. — Eine Untersuchung der *Ascaris*-Literatur ergibt aber weiter, daß die Chromosomen dieser Art auch in andrer Weise von dem typischen Verhalten abweichen; immer wieder sieht man nämlich in der Literatur die vielfach variierten Beschreibungen einer »Ophiurengestalt« (O. Hertwig) aufs neue auftauchen. (Van Beneden 1883, Carnoy 1886, O. Hertwig 1890, Tretjakoff 1905).

Ein tieferes Eindringen in diese Verhältnisse würde für ein Verständnis der heterotypischen Mitose von Bedeutung sein. Ich habe daher die Gelegenheit benutzt, die mir durch die Freundlichkeit von Herrn Dr. N. Yatsu und Herrn Prof. Th. Morgan (Columbia Universität, New York) geboten wurde, die Reifungsteilungen in *Ascaris megal.* durch Selbststudium kennen zu lernen. Von *Ascaris megal. univalens* wurden mir verschiedene Stadien aus der ersten Reifungsteilung des Eies, von *Ascaris megal. bivalens* eine kontinuierliche Serie aus der Reifung der männlichen Keimzellen zur Verfügung gestellt. Ich erlaube mir hierdurch beiden Herren sowie den »Bryn

Mawr College«, in dessen Besitz die letztgenannte Serie ist, meinen besten Dank auszusprechen.

Vor einer Darstellung meiner eigenen Befunde möchte ich hier die früheren Beschreibungen der Prophasenchromosomen in *Ascaris* kurz zusammenstellen.

Van Beneden (1883, S. 326) schreibt über *Ascaris megal. univalens* folgendes: »Je ne puis m'expliquer les aspects divers sous lesquels se présente le corpuscule germinatif, . . . qu'en admettant qu'il est formé de deux disques quadrilatères juxtaposés, composés chacun de quatre globules chromatiques; ces disques sont reliés entre eux par une substance moins avide de carmin —.« — »D'autrefois on voit les globules fixés aux extremités de pedicules formés par le ciment.«

Carnoy (1886) hat in *Ascaris megal. bivalens* die Zusammensetzung der »taches de Wagner« aus »quatre bâtonnets« erkannt. Über ihre gegenseitige Lage finden wir (S. 13) »Parfois les bâtonnets sont placés côte à côte et parallèlement les uns aux autres —, soit dans un même plan, soit dans des plans différents.« — »Souvent aussi les quatre bâtonnets sont jetés pêle-mêle dans les groupes et alors le nucléole semble, à première vue, plus ou moins profondément lobulé.«

Boveri (1887) polemisiert gegen diesen Befund Carnoys, indem er es »für sicher (hält), daß seine unregelmäßigen Bilder aus der schlechten Konservierung seiner Eier zu erklären sind. Der gewichtigste Grund für diese Annahme« sei, »daß man die Endstadien (der Teilung) . . . aus jener unregelmäßigen Anordnung gar nicht erklären kann.«

Für *Ascaris megal. univalens* beschreibt jedoch auch Boveri (1887 S. 44) Eigentümlichkeiten des »chromatischen Elements«, die an die Befunde der früheren Forscher deutliche Anknüpfungspunkte zeigen. »Die chromatische Substanz . . . ist zu einer Anzahl kugeliger oder halbkugeliger Portionen abgerundet, die in Zwischenräumen voneinander dem achromatischen Körper aufsitzen und durch eine dessen Oberfläche in dünner Schicht überziehende Lamelle in Zusammenhang stehen. Die Zahl der chromatischen Kugeln beträgt stets acht, wovon man sich bei gewisser Lagerung des Elements schon durch Wechsel der Einstellung, außerdem stets durch Rotieren des Eies überzeugen kann. — An den meisten Präparaten ist die gegenseitige Lagerung der acht Kugeln eine sehr regelmäßige, indem dieselben annähernd die Ecken eines Würfels bilden.« — In die erste Reifungsspindel eingestellt, zeigt das chromatische Element eine (S. 45)

»engere Zusammengehörigkeit von je zwei Kugeln« ..., »so daß wir von jetzt an nicht mehr von acht Kugeln, sondern von vier Stäbchen sprechen müssen, welche die Kanten eines kurzen, vierseitigen Prismas darstellen.«

Von Boveri wurde dann auch hier zum ersten Male das Schicksal dieser vier Stäbchen während der Reifungsteilungen klar demonstriert, indem er im Gegensatz zu den früheren Forschern zeigen konnte, daß bei der ersten Reifungsteilung je zwei Stäbchen eines »chromatischen Elements« auf beide Tochterzellen verteilt wurden, und daß bei der zweiten Teilung in derselben Weise auch diese Stäbchen voneinander getrennt wurden. — Aus einem Vergleich mit den Verhältnissen der typischen Mitose sowie mit den Reifungsteilungen andrer Formen schließt Boveri, daß ein aus vier Stäbchen bestehendes »chromatisches Element« der ersten Reifungsteilung einem Chromosom andrer Zellenarten gleichgestellt werden muß.

Später ist jedoch diese Bedeutung der Stäbchengruppen zuerst von v. Gehuchten (1887) und O. Hertwig (1890) und später wieder von Tretjakoff (1905) in Zweifel gezogen worden. Sie sehen alle in den einzelnen Stäbchen und nicht in den Vierergruppen die Chromosomen repräsentiert.

Diese Auffassung hat in der von O. Hertwig am eingehendsten studierten »Ophiurengestalt« der Stäbchengruppen ihren Grund. — Seiner Meinung nach besteht nämlich (S. 25) »die Figur aus vier Chromatinfäden, die sich in ihrer Mitte kreuzen und an der Kreuzungsstelle durch eine dichtere Ansammlung von Linin fester verbunden sind.« — Die Überkreuzung der Fädchen spielt für O. Hertwig wie auch für Carnoy, v. Gehuchten und Tretjakoff eine große Rolle, indem sie, ihrer Meinung nach, zugunsten der Selbständigkeit der einzelnen Stäbchen schwer in die Wage fällt. — Wie unten gezeigt werden soll, sind die Ophiurenbilder jedoch nicht durch Überkreuzung, sondern durch eine starke Spreizung der median verbundenen und anfangs parallel gelagerten Stäbchen zustande gekommen. Ein eingehendes Studium der ersten Richtungsspindel im Ei von *Ascaris megal. univalens* ergibt nämlich, daß das so viel umschriebene ophiurenähnliche, chromatische Element dieser Spindeln nichts andres ist als die zu einem achtstrahligen Körper vereinigten Prophasenkreuze der beiden Reifungsteilungen (siehe Textfig. P).

Die Längsteilung der Chromosomen für die zweite Reifungsteilung tritt in *Ascaris* schon so früh ein, daß die Tochterchromosomen dieser Teilung gleichzeitig mit denjenigen der ersten den

spreizenden Kräften der Prophase ausgesetzt werden. Die vier Stäbchen bleiben dabei an ihren Mittelpunkten unter sich vereinigt, während ihre peripheren Enden sich möglichst weit auseinanderspreizen (Textfig. P_{3-5}).

Solche Bilder können wohl den oben zitierten, bei relativ schwacher Vergrößerung gewonnenen Resultaten früherer Forscher zugrunde liegen. — Die Mittelpunkte der vier Stäbchen sind näm-

Textfig. P.



Chromosomen aus der ersten Reifungsteilung des Eies von *Ascaris megal. univalens.* 1—5 Pro- und Metaphase; 6—8 Anaphase; 9 Telophase.

lich oft so dicht gelagert, daß eine Überkreuzung derselben wohl vorgetäuscht werden kann (3); es finden sich aber auch in den Eiern eines und desselben Individuums alle Übergänge vor, von Chromosomen, in denen eine Zusammensetzung aus vier parallelen Stäbchen ohne weiteres erkennbar ist (1—2), zu andern (3), in denen beim ersten Anblick die Stäbchen »pêle-mêle« gelagert erscheinen. Nur eine genaue Analyse mit starker Vergrößerung erlaubt hier, den geknickten Verlauf der einzelnen Stäbchen zu verfolgen[1]).

[1]) Über eine in den Stäbchen zuweilen sichtbare Längsspalte (Fig. P_{4-5}) siehe unten im Abschnitt »Anaphasenstrukturen«.

Zur Zeit der Einstellung in die Äquatorialplatte wird die Form des *Ascaris*-Chromosoms eine mehr regelmäßige, indem zwischen beiden Tochterchromosomen der ersten Reifungsteilung die Spreizung aufgegeben wird (Fig. P_{4-6}). Jedes derselben behält aber noch seine Kreuzform bei, d. h. sie repräsentieren noch je ein Prophasenkreuz der zweiten Reifungsteilung. — Diese kreuzförmigen Chromosomen der ersten Reifungsteilung liegen in der Metaphase einander dicht an und mit ihren vier Armen genau gleich gerichtet (6), so daß sie bei Seitenansicht wie zwei parallele Platten aussehen können, die in ihrer Mitte sowie an den beiden Enden schwach verdichtet und etwas stärker gefärbt erscheinen[1]). — In schräger oder polarer Ansicht läßt sich jedoch auch hier die Kreuzform beider Tochterchromosomen ohne Schwierigkeit erkennen.

Diese Form wird während der Entfernung der Tochterchromosomen in der Anaphase meistens noch bewahrt (Fig. P_7). Damit scheint aber auch für die zweite Reifungsteilung die Prophasenspreizung der Chromosomenteile beendigt zu sein, und die beiden Stäbchen werden auf späteren Stadien in annähernd paralleler Lage nebeneinander vorgefunden (Fig. P_{8-9}). — In den Spermatocyten von *Ascaris megal. bivalens* habe ich gefunden, daß diese parallele Lage der zwei zu einem Chromosom gehörigen Stäbchen bis zu ihrer Trennung in der zweiten Reifungsteilung bewahrt wird (Textfig. Q_{9-11}).

Als eine Tatsache, die für eine zukünftige Erklärung der Spreizungsphänomene von Bedeutung werden kann, möchte ich hier noch einmal den Unterschied betonen, der während der ersten Reifungsteilung zwischen den Teilen eines Tochterchromosoms auf der einen Seite und den einander gegenüberliegenden Teilen beider Schwesterchromosomen auf der anderen zu bestehen scheint: die kreuzförmige Spreizung jedes der letzteren bleibt noch zu einer Zeit bestehen, in der sie unter sich schon eine parallele Lage eingenommen haben.

Welches daher auch die Kräfte sind, die eine Spreizung der Chromosomenteile verursachen — so viel geht aus diesem Verhalten der Chromosomen hervor, daß gleichzeitig mit der Befestigung der Zugfasern an den Tochterchromosomen auch die zwischen den letzteren wirksamen Kräfte eine Veränderung erleiden — eine Veränderung, die sich nur zwischen, nicht aber innerhalb der Chromosomen bemerkbar macht.

---

[1]) Auf solche Bilder ist wohl van Benedens Ausdruck: »deux disques quadrilatères juxtaposés, composés chacun de quatre globules chromatiques« zu beziehen.

Als äußere Ursache dieser Veränderung läßt sich wohl nur eines erraten, nämlich die Verbindung beider Tochterchromosomen mit verschiedenen Spindelpolen. Ob aber das zeitliche Zusammenfallen dieser Befestigung an den Zugfasern mit dem Aufhören der Spreizung zwischen beiden Tochterchromosomen auch in einem ursächlichen Zusammenhang beider Ereignisse seinen Grund hat, — für eine Entscheidung dieser Frage fehlt uns noch jeder Anhaltspunkt. Doch möchte ich noch darauf aufmerksam machen, daß auch in den Prophasenkreuzen von *Nereis* ganz entsprechende Vorgänge sich abspielen. Nach der Befestigung an den Spindelfasern verlieren auch diese Chromosomen recht bald ihre Kreuzform, indem sie durch Annäherung je zweier ihrer vier gleich langen Arme in V-förmige Chromosomen umgebildet werden (Figg. 38—43, Taf. XV). Auch hier sieht man aber, daß eine solche Annäherung nur zwischen den Teilen verschiedener Tochterchromosomen stattfindet, während die beiden Arme eines Tochterchromosoms noch eine zeitlang weit auseinandergespreizt bleiben.

Metaphasenstrukturen.

Unter dieser Bezeichnung werden wir im folgenden das Verhalten der Chromosomen vom Augenblick ihrer Befestigung an den Zugfasern bis zur erfolgten Trennung der Tochterchromosomen etwas näher analysieren, als es während der Darstellung der tatsächlichen Verhältnisse geschehen konnte. Im Gegensatz zu den Prophasenstrukturen, die als Resultate der innerhalb der Chromosomen wirksamen Kräfte zustande kommen, sind die Metaphasenstrukturen zum Teil auch als Ausdrücke äußerer, von seiten der Zugfasern auf die Chromosomen geübter Einflüsse aufzufassen.

Es wird für die Metaphasenstrukturen von keiner Bedeutung sein, ob die Längsteilung der Chromosomen auf einem früheren oder späteren Stadium der Prophase stattgefunden hat. Nur zwei der heterotypischen Charaktere, die Konsistenzveränderung der Chromosomen und die Tendenz zur Spreizung ihrer Teile, können also hier neben der ziehenden Wirkung der Zugfasern eine Rolle spielen.

Die Konsistenzveränderung macht sich, wie es schon bei den Prophasenstrukturen gezeigt worden ist, wesentlich nur in den am meisten heterotypischen Mitosen, besonders in der ersten Reifungsteilung, geltend. — Innerhalb jeder Mitose ist sie aber in der Metaphase stärker hervortretend als auf früheren Stadien; so sehen wir in zahlreichen Objekten die langgestreckten Chromatinfäden der Pro-

phase zur Zeit ihrer Befestigung an der Spindel in kleinere, kugelig abgerundete oder an ihren Enden tropfenförmig aufgetriebene Chromosomen kontrahiert werden. Ja selbst in der ersten Furchungsteilung von *Nereis*, wo in der Prophase keine Neigung zur Agglutination mehr wahrnehmbar ist, kann man in der Metaphase eine tropfenförmige Abrundung der Chromosomenenden recht oft vorfinden (Fig. 42). — Diese Verflüssigung der Chromatinsubstanz beim Übergang von Pro- zu Metaphase mag jedoch nur eine scheinbare sein, indem die flüssige Konsistenz der Chromosomen sich erst dann recht geltend machen kann, wenn die stark spreizenden Kräfte der Prophase genügend abgeschwächt sind, um ein tropfenförmiges Zusammenlaufen der Chromatinpartikeln zu erlauben.

Nirgends ist wohl die flüssige Konsistenz der Chromosomen so auffallend wie in den Spermatocyten von *Ascaris* (Textfig. Q); die Chromosomen scheinen hier während der Metaphase in der Tat keine feste Form zu haben.

Die lang-fadenförmigen Chromosomen der Spermatocyten I (1) werden nach verfrühter Längsteilung schon in der Prophase bedeutend kürzer und dicker (2). Eine zweite Längsteilung erfolgt nun auch bald, und wir finden in der späteren Prophase Bilder, die mit denjenigen aus der Reifung des *Ascaris*-Eies beschriebenen wohl übereinstimmen. Die vier kurzen und dicken Stäbchen jedes Chromosoms können hier einander parallel gelagert sein (4), oder sie können, wenn ihre Enden auseinanderspreizen, zu achtstrahligen Figuren der Ursprung sein (3, 5). — Sowohl in der ersten wie in der zweiten Reifungsteilung werden die Chromosomen auf die Weise in die Äquatorialplatte eingestellt, daß eine Längsseite jedes Stäbchens mit Zugfasern besetzt wird, während eine andre dem Schwesterchromosom zugewendet ist. Wie schon von Brauer (1893) beschrieben, werden an jedes Chromosom zahlreiche Zugfasern befestigt, und es »erhebt sich das Chromatin in viele Zacken, so daß das Stäbchen in Seitenansicht das Aussehen eines Kammes hat«.

Diese Zackenbildung ist als der erste Anfang einer völligen Umformung der Chromosomen zu betrachten, — so wie sie, wenn eine halbflüssige Masse der Wirkung eines einseitigen Zuges ausgesetzt wird, stattfinden muß. Die Tochterchromosomen werden hier nicht, wie in der typischen Mitose, als elastische, formbeständige Stäbchen voneinander getrennt; ihre Masse scheint völlig umgelagert zu werden, indem sie mit Beibehaltung der den Schwesterchromosomen zugekehrten breiten Flächen in polarer Richtung abgeschmälert und zu-

gespitzt werden (Textfig. Q_{6-8}), bis ihre Längsachsen anstatt äquatorial nunmehr polar gerichtet werden. Erst am Ende dieser Umformung gibt sich die Zugwirkung der Spindelfasern in einer Entfernung

Textfig. Q.



Chromosomen aus den beiden Reifungsteilungen der Spermatocyten von *Ascaris megal. bivalens.* 1—4 Prophase, 5—8 Metaphase, 9 Anaphase der ersten Reifungsteilung, 10 Interkinese, 11—13 zweite Reifungsteilung.

beider Tochterchromosomen voneinander den üblichen Ausdruck (Textfig. $Q_{9,\ 12-13}$).

Es ist dies derselbe Vorgang, den man auch vor Augen hat, wenn eine mit Sand oder einer zähflüssigen Substanz annähernd ge-

füllte Blase von ihrer Unterlage emporgehoben werden soll. Von Anfang an liegt sie der Unterlage mit breiter Fläche an und reagiert auf den Zug zuerst nur durch Umformung ihrer Masse; erst wenn ihre ursprüngliche Plattenform in eine in der Richtung des Zuges zugespitzte Kolbenform verändert worden ist, wird die Berührung mit der Unterlage völlig aufgegeben.

Meine Beobachtungen über die Spermatocytenteilungen von *Ascaris* stimmen mit denjenigen von O. Hertwig (1890) und Brauer (1893) aufs beste überein. Nur ist die Formveränderung der Tochterchromosomen von O. Hertwig in etwas andrer Weise gedeutet, und zwar so, daß (S. 38) »die beiden Enden jedes sichelförmigen Stäbchens — — sich stark zusammengekrümmt und einander genähert« haben, wodurch »aus dem Mittelstück derselben ein kompakter Körper entstanden« ist, der »nach den Polkörperchen zu . . zwei Spitzen trägt, die aus den Enden der Stäbchen hervorgegangen sind«.

Von einer solchen Biegung läßt sich aber weder in den Abbildungen früherer Forscher noch in den mir zur Verfügung stehenden Präparaten etwas wahrnehmen, und, wie schon Brauer gezeigt hat, ist die Zahl der dem Spindelpole zugekehrten Spitzen meistens erheblich größer, als von Hertwig angenommen.

Bei keinem andern Objekt ist, wie mir bekannt, eine derartige Umformung der Tochterchromosomen während ihrer Trennung nachgewiesen worden; die männlichen Keimzellen von *Ascaris* unterscheiden sich in diesem Punkte auch von den weiblichen derselben Art, wo — wie schon oben gezeigt — die Tochterchromosomen während der Anaphase ihre Form recht wohl behalten (Vgl. Textfig. P). — Ganz allgemein sieht man jedoch auch in andern Objekten die Metaphasenstrukturen der ersten Reifungsteilung von der flüssigen Konsistenz der Chromosomen stark beeinflußt; die tropfenförmig aufgetriebenen Enden der Tochterchromosomen, ihre Neigung zu ringförmiger Verklebung und zu rechtwinkliger Knickung, wenn sie dem Zuge der Spindelfasern ausgesetzt werden, — dies alles trägt in hohem Maße dazu bei, der ersten Reifungsteilung bei den verschiedensten Objekten ein einheitliches und von der typischen Metaphase stark abweichendes Gepräge aufzudrücken.

Mit dem Wiederherstellen der ursprünglichen Konsistenzverhältnisse schwinden diese Eigentümlichkeiten aus der Metaphase; so sehen wir in *Nereis*, wenn wir von den Reifungs- zu den Furchungsteilungen übergehen, auch in dem Metaphasenbild ein schrittweises Zurückkehren von heterotypischen zu typischen Verhältnissen.

In dieser Entwicklung des Metaphasenbildes spielen aber nicht nur die Konsistenzveränderungen eine Rolle; auch die heterotypisch verstärkte Tendenz zur Spreizung der Chromosomenteile wird nach und nach auf ihr typisches Maß reduziert.

Ich habe schon oben erwähnt, daß dieser Charakter auch in der typischen Mitose in jeder Prophase sich geltend macht, daß er aber in der heterotypischen Periode mit Steigerung seiner Intensität auch länger dauert, so daß in stark heterotypischen Teilungen eine Spreizung der Chromosomenteile bis in die Anaphase nachgewiesen werden kann. — Es ist klar, daß eine solche Verlängerung der Dauer der Spreizungsphänomene auch das Metaphasenbild beeinflussen muß; so sehen wir dann auch in den nacheinander folgenden Furchungsteilungen von *Nereis* das Aussehen der Chromosomen sich schrittweise verändern. In den ersten Furchungsteilungen, wenn die Spreizung im Augenblicke der Insertion noch auf der Höhe steht, werden die Prophasenkreuze als solche auf der Spindel befestigt (Figg. 37—40); in späteren Furchungsteilungen hat zur Zeit der Insertion eine Annäherung der Tochterchromosomen schon angefangen, und die Chromosomen werden als V-förmige Fädchen median befestigt (Figg. 67—68). Noch später endlich, wenn die Spreizung wieder, wie in der typischen Mitose, auf die Prophase beschränkt ist, sieht man die stäbchenförmigen Chromosomen terminal auf die Spindel inseriert werden (Figg. 74—75, 84—85).

Die Kenntnis dieser innerhalb der heterotypischen Periode vor sich gehenden Veränderungen im Aussehen der Chromosomen muß notwendigerweise auch unsre Auffassung ihrer Insertionsweise beeinflussen. — Für eine Bestimmung des Insertionspunktes genügt es nach dem obigen nicht, nur ein einzelnes Stadium der Mitose in Betracht zu ziehen; man muß zuerst die Genese der Chromosomen genau studiert haben. — So würde man bei einer Betrachtung von Metaphasenbildern der späteren oder Anaphasenbildern der früheren Furchung in *Nereis* (Figg. 48, 71, 75, 84—85) den Schluß wohl für berechtigt halten, daß eine terminale Insertion der Chromosomen für diese Art charakteristisch ist; und doch findet man auf früheren Stadien derselben Mitosen ausschließlich V-förmige Chromosomen mit medianer Insertion (Figg. 41—47, 68, 73, 81).

Die mediane Insertion früherer Stadien ist hier in Wirklichkeit mit der terminalen späterer Stadien identisch, indem die Zugfaser in beiden Fällen an einem und demselben Punkt des Chromosoms befestigt ist. — Es geschieht aber auch, wie schon in meiner vor-

läufigen Mitteilung erwähnt, während der Trennung der Tochterchromosomen zuweilen eine Verschiebung des Insertionspunktes, und zwar so, daß die anscheinend terminale Insertion in eine subterminale verändert werden kann. Eine solche Verschiebung findet in den Reifungs- und Furchungsteilungen von *Nereis* nur relativ selten statt; in *Thalassema* und *Cerebratulus* dagegen scheint sie ganz konstant vor sich zu gehen (Figg. 116, 124). — Die Ursache dieser Verschiebung des Insertionspunktes ist wahrscheinlich eine rein mechanische, daraufhin deuten verschiedene während der Metaphase gefundene Bilder der Chromosomen. Erstens müssen hier die kugeligen Auftreibungen vieler Chromosomen an ihrem Insertionspunkte in Betracht gezogen werden (Figg. 4*f*, 6*d*, 19, 23, 83—85); durch eine solche wird natürlich die Zugfaser von dem proximalen Ende der Chromosomen etwas verschoben, indem sie an der polaren Seite der Kugelfläche befestigt wird. — Auch weitere Verschiebungen können aber, und zwar unter Bildung von triangulären Metaphasenchromosomen (Figg. 24, 103), stattfinden. Die eigentümliche Form dieser Chromosomen läßt sich als Ausdruck einer starken Spannung zwischen den die Tochterchromosomen verbindenden und trennenden Kräften erklären, indem dem Zuge der Spindelfasern von dem Zusammenhang der Tochterchromosomen entgegengewirkt wird. Wenn der von dem letzteren geübte Widerstand zu stark ist, wird der Angriffspunkt der Spindelfaser in die Richtung eines geringeren Widerstandes, d. h. gegen die Mitte der Chromosomenarme hin ververschoben.

Für eine Bestimmung des Insertionspunktes ist nach dem obigen ein eingehendes Studium der Chromosomen von Anfang bis zum Ende der Mitose dringend notwendig; für einen Vergleich der Insertionsverhältnisse verschiedener Objekte wird es dabei auch notwendig sein, nicht nur entsprechende Mitosen, sondern auch entsprechende Phasen dieser Mitosen in Betracht zu ziehen. — Die weitgehenden Schlüsse, die ohne solche Vorsichtsmaßregeln aus den Insertionsverhältnissen der Chromosomen, besonders von Grégoire (1905), gezogen worden sind, müssen daher als ungenügend begründet bezeichnet werden. (Siehe unten im Abschnitt »Anaphasenstrukturen«.)

Die hier besprochenen heterotypischen Charaktere, die Konsistenzveränderung und die Spreizung, tragen nun beide dazu bei, die charakteristischen Metaphasenstrukturen der Chromosomen hervorzubringen. — Auch hier sieht man die Konsistenzveränderung und die an diese gebundenen Chromosomenformen nur in den ersten, stark

heterotypischen Mitosen sich geltend machen, während die Spreizungsphänomene länger dauern können.

Als die am meisten charakteristischen Metaphasenformen der Chromosomen werden wir im folgenden die Doppelbügel, die Metaphasenkreuze und die Metaphasenringe etwas näher betrachten. — Die Doppelbügel (Figg. 6, 7), in denen beide Längshälften der median befestigten Tochterchromosomen parallel verlaufen, scheinen nur dort vorkommen zu können, wo die Neigung zur Agglutination den spreizenden Kräften überlegen ist. So treten sie in *Nereis* in der ersten Reifungsteilung häufig zum Vorschein, während sie in den Furchungsteilungen, wo die Konsistenz der Chromosomen wieder fester geworden ist, sehr selten gefunden werden. Erst am Ende der heterotypischen Periode, wenn die Spreizung schon vor der Metaphase zu Ende ist (Figg. 74—88), wird wieder, und zwar von sämtlichen Chromosomen, ein Doppelbügelstadium durchlaufen. Mit zunehmender Spreizung der Arme der Mutterchromosomen kommen Übergangsformen zwischen Doppelbügeln auf der einen Seite und Metaphasenkreuzen oder Ringen auf der andern zum Vorschein. Welche von diesen Formen gebildet werden soll, hängt aber weniger von der Spreizung als von der mehr oder weniger plastischen Konsistenz der Chromosomen ab. — Je mehr plastisch die V-förmigen Mutterchromosomen sind, desto größer ist die Aussicht für eine rechtwinklige Knickung der Tochterchromosomen, wenn sie dem medianen Zuge der Spindelfasern ausgesetzt werden; mit steigender Elastizität ist auf der andern Seite eine Ringbildung wahrscheinlicher.

Die Metaphasenkreuze, deren Entstehung von einer plastischen Konsistenz der Chromosomen abhängig ist, können daher als stärker heterotypische Strukturen bezeichnet werden als die Ringe, die wesentlich nur von der Form und Spreizung der Mutterchromosomen abhängen. — So sehen wir denn auch in *Nereis* die typischen Metaphasenkreuze vor allem nur in der ersten Reifungsteilung auftreten (Figg. 9, 11), während in den späteren Mitosen der heterotypischen Periode nur Ringbildungen oder Übergangsformen zwischen Ringen und Kreuzen vorgefunden werden (Figg. 46, 47).

Die große Anzahl von Metaphasenkreuzen, die in der ersten Reifungsteilung von *Thalassema* und *Cerebratulus* zum Vorschein treten, sollten nach dem obigen darauf hindeuten, daß die Konsistenz der Chromosomen hier mehr plastisch — die Mitose also mehr heterotypisch — ist als in *Nereis*. Und doch sieht man bei diesen Arten das typische Metaphasenbild schon in der ersten Furchungsteilung wieder-

hergestellt, während in *Nereis* noch eine ganze Reihe Furchungsteilungen ein heterotypisches Aussehen haben. — Durch dieses Verhalten wird wieder die Unabhängigkeit der heterotypischen Charaktere illustriert. Während sich die Konsistenzveränderung in *Thalassema* und *Cerebratulus* am stärksten geltend macht, scheinen in *Nereis* die spreizenden Kräfte mehr gesteigert zu sein. Ihre Wirkungen lassen sich ja nämlich hier bis in die Anaphase der ersten Furchungsteilungen spüren; in den beiden andern Arten dagegen sind sie schon von der ersten Furchungsteilung an auf die Prophase beschränkt. Ihre Metaphasenstrukturen sind daher nur von der immer kurz währenden Konsistenzveränderung der Chromosomen abhängig.

Die Metaphasenringe lassen sich wohl nirgends schöner demonstrieren als in den großen Eiern von *Nereis*, wo sie von der ersten Reifungsteilung an in jeder innerhalb 10—11 Stunden sich abspielenden Mitose die häufigst auftretende Chromosomenform repräsentieren. Sie sind von den früher besprochenen Prophasenringen nicht nur zeitlich, sondern auch ihrem Baue nach scharf getrennt; im Gegensatz zu den letzteren, die in *Nereis* ihrer Fläche nach geteilt wurden, werden die Metaphasenringe immer in zwei Halbringe zerlegt.

Bevor ich die Besprechung der Metaphasenstrukturen abschließe, möchte ich hier noch meine Auffassung der Ringbildungen im Verhältnis zu den Auseinandersetzungen von A. und K. E. Schreiner (1907) mit einigen Worten klarstellen.

Schon in meiner vorläufigen Beschreibung der Reifungsteilungen in *Enteroxenos* (Bonnevie [1905]) habe ich hervorgehoben, daß man bei einer Deutung der Ringbildungen »die Ringe der Prophasen und diejenigen der Metaphase wohl auseinander halten« muß, »da sie nicht ohne weiteres als identisch betrachtet werden dürfen«. — Wenn ich hier von Pro- und Metaphasenringen gesprochen habe, geschah es, um den verschiedenen Charakter noch mehr als den zeitlichen Unterschied im Auftreten dieser Ringe zu bezeichnen. Die Prophasenringe, die die schon innerhalb der Kernmembran wirksamen Kräfte der Chromosomen und ihrer Umgebungen zum Ausdruck bringen, können wohl zuweilen bis in die Metaphase noch bestehen bleiben. (Fig. 5 *a-g* dieser Abhandlung); auf der andern Seite können aber auch die durch die Zugwirkung der Spindelfasern hervorgebrachten Metaphasenringe schon auf einem Stadium zum Vorschein treten, auf dem eine typische Äquatorialplatte noch nicht gebildet worden ist.

Die Prophasenringe können, wie schon oben (S. 238) erörtert, einen verschiedenen Bau haben, je nachdem die späteren Tochterchromosomen während der Ringbildung auseinanderweichen oder eine parallele Lage behalten. — In den Metaphasenringen dagegen, die während der Trennung der Tochterchromosomen ein Übergangstadium repräsentieren, werden die beiden Halbringe immer von je einem Tochterchromosom gebildet.

Beide Arten von Ringbildungen sind für die heterotypische Form der Mitose charakteristisch; keine von ihnen ist aber für die Frage von der Natur der Reifungsteilungen von entscheidender Bedeutung, da sie mit den heterotypischen Charakteren der Chromosomen auch außerhalb der Reifungsteilungen auftreten können.

An Stelle dieser von mir benutzten Gruppierung der Ringbildungen haben A. und K. E. SCHREINER (1907) eine andre vorgeschlagen, indem sie die gelegentlichen Ringbildungen den typischen Ringen der bivalenten Chromosomen gegenüberstellen. — Ihre gelegentlichen Ringe können überall (S. 17), »wo faden- oder schleifenförmige Chromosomen vorhanden sind«, gebildet werden, und zwar entweder »von ungeteilten Chromosomen durch scheinbare oder wirkliche Verklebung ihrer Enden« oder »von geteilten Chromosomen, indem die Längsteile auseinanderweichen und nur an ihren Enden in Verbindung bleiben«.

Diese »gelegentlichen« Ringbildungen, die, wie man sieht, sowohl Pro- als Metaphasenringe in sich schließen, werden von den typischen Ringen, die »den häufigsten Übergangszustand der Chromosomen von der Konjugation zu der Reduktionsteilung« bezeichnen, scharf getrennt. — »Die Eigenart dieser Ringe spiegelt sich in ihrem Baue ab: sie sind aus zwei längsgeteilten Halbringen zusammengesetzt, die je ein teilungsreifes Chromosom darstellt; die Verklebungsstellen der Einzelchromosomen sind durch die spreizenden Enden derselben markiert; die von derselben Verklebungsstelle ausgehenden Endpartien der Paarlinge entsprechen einander genau an Länge; in den letzten Phasen vor dem Eintreten der Reduktionsteilung trennen sich häufig an diesen Endpartien der Einzelchromosomen ihre beiden Längsteile, wodurch die eigentümlichen »Siegelringe« zustandekommen, die bei günstigen Objekten in der Metaphase der I. Reifungsteilung, sonst aber nirgends vorgefunden werden«.

Nur nebenbei möchte ich hier bemerken, daß die Bezeichnungen »gelegentliche« und »typische« Ringbildungen mir kaum geeignet scheinen, die Schwierigkeiten der Reifungsfragen zu erleichtern. —

Die »typischen« Ringe sind zwar für *Tomopteris* und einige andre Objekte typisch, in wieder andern dagegen kommen sie gar nicht oder nur gelegentlich vor. Die »gelegentlichen« Ringbildungen dagegen — z. B. die Metaphasenringe der ersten Furchungsteilungen in *Nereis* — können für gewisse Arten viel mehr typisch sein als die »typischen« Ringe selbst.

Die Berechtigung einer solchen Einteilung beruht aber in erster Reihe auf der Entscheidung der Frage, ob und in wie weit die Metaphasenringe der ersten Reifungsteilung von denjenigen späterer Teilungen wesentlich verschieden sind. Sie entstehen allem Anschein nach in einer und derselben Weise, indem die Tochterchromosomen durch den Zug median befestigter Spindelfasern auseinandergezogen werden. — Die »typischen« Ringe sollen aber nach Schreiner »aus zwei längsgeteilten Halbringen, die je ein teilungsreifes Chromosom darstellt« bestehen. Diese Bedingungen werden zwar von keinen andern Ringen als denjenigen der ersten Reifungsteilung erfüllt; es fragt sich aber, ob die hier erwähnten Eigenschaften überhaupt als für die Ringbildungen charakteristisch betrachtet werden können.

Eine Betrachtung der ersten Reifungsteilung ergibt, daß dies nicht der Fall ist, sondern daß in der oben zitierten Definition der »typischen« Ringe eine Reihe heterotypischer Merkmale zusammengestellt sind, die — der Tendenz zur Ringbildung koordiniert — alle dazu beitragen, dieser Mitose ihr eigentümliches Gepräge aufzudrücken; wir haben aber auch schon oben gesehen, daß kein einziges dieser Merkmale für die erste Reifungsteilung allein charakteristisch ist. — Die Längsteilung der »typischen« Halbringe ist so nichts andres als ein Ausdruck der allgemeinen heterotypischen Tendenz zu verfrühter Teilung der Chromosomen; wegen des Ausfallens eines Ruhestadiums zwischen beiden Reifungsteilungen macht sie sich nicht nur in den ringförmigen, sondern in sämtlichen Chromosomen der ersten Reifungsteilung, oft in eigentümlicher Weise geltend. — Dies gilt auch für die zweite, an die »typischen« Ringe gestellte Forderung, daß ihre Halbringe »je ein teilungsreifes Chromosom« darstellen sollen; diese Bedingung wird auch von sämtlichen Tochterchromosomen der ersten Reifungsteilung, gleichgültig ob sie ringförmig oder nicht ringförmig sind, erfüllt, indem sie mit dem raschen Aufeinanderfolgen beider Reifungsteilungen in direkte Verbindung zu setzen ist. — Neben den hier besprochenen Eigenschaften haben wir als Ausdruck heterotypischer Charaktere auch die Tendenz zur Ringbildung kennen gelernt.

In *Nereis*, wo die für die zweite Reifungsteilung bestimmte Längsteilung gewöhnlich erst während der Interkinese eintritt, sind die Metaphasenringe der ersten Reifungsteilung von denjenigen späterer Mitosen gar nicht verschieden; ob aber in andern Objekten die ringbildenden Chromosomen gleichzeitig auch andre heterotypische Charaktere aufweisen — dies wird für einen Vergleich der Ringbildungen als solche von nebensächlicher Bedeutung sein. Die für die erste Reifungsteilung gewisser Objekte (Amphibien, *Allolobophora*, *Tomopteris*) so charakteristischen »Siegelringe« sind durch eine Kombination heterotypischer Charaktere (Agglutination, Spreizung, verfrühter Teilung) zustande gekommen, so wie sie »bei günstigen Objekten in der I. Reifungsteilung, sonst aber nirgends« erwartet werden kann. — Die Begrenzung im Auftreten dieser Ringe auf die erste Reifungsteilung sagt uns daher über die Natur dieser Mitose nichts andres, als daß die heterotypischen Charaktere hier stärker zum Vorschein treten als in den später folgenden Mitosen.

Ich kann nach dem obigen die von A. und K. E. Schreiner (1907) durchgeführte Unterscheidung zwischen »typischen« und »gelegentlichen« Ringbildungen nicht für berechtigt ansehen. Dazu kommt noch, daß unter ihren »gelegentlichen« Ringbildungen Chromosomenformen zusammengestellt sind, die nicht nur zeitlich, sondern auch ihrer Genese nach wesentlich verschieden sind. Ich finde es daher für eine Analyse der heterotypischen Charaktere nach wie vor bequem, die Prophasen- und Metaphasenringe als Wirkungen verschiedener Kräfte gesondert zu besprechen.

Anaphasenstrukturen.

Wer die Metaphasenstrukturen der ersten Furchungsteilungen von *Nereis* mit V-förmig gespreizten Mutterchromosomen, die unter Bildung von offenen Metaphasenringen geteilt werden, studiert hat, kann nicht ohne Überraschung die Anaphasenbilder derselben Mitosen wahrnehmen (Figg. 45 u. 48). Die Chromosomen scheinen hier nämlich stäbchenförmig zu sein mit terminaler Befestigung an den Spindelfasern.

Eine Erklärung dieser auffallenden Veränderung im Aussehen und in der Insertionsweise der Chromosomen haben wir schon oben in den heterotypisch gesteigerten Spreizungsphänomenen gesucht. Die Metaphasenbilder der ersten Furchungsteilungen werden noch unter dem Einfluß dieser Spreizung geformt; in der Anaphase schwindet aber ihre Wirkung, und die beiden Hälften eines Tochterchromosoms werden jetzt einander parallel gelagert. So dicht ist in der Tat die

Annäherung dieser Chromatinfädchen, daß jede Spur einer Längsspalte zwischen ihnen verschwinden kann; der Übergang von Pro- zu Anaphase der Furchungsmitosen geschieht also in einer solchen Weise, als ob eine in der Prophase existierende Repulsion der Chromosomenteile in Attraktion verändert worden wäre.

In *Thalassema* und *Cerebratulus*, wo die Spreizung der Chromosomen schon vor der Metaphase beendigt ist, da haben natürlich die Tochterchromosomen vom Augenblick ihrer Trennung dieselbe Stäbchenform, die auch für die Mutterchromosomen charakteristisch war (Figg. 115—117, 124). Nur sehr selten läßt sich in diesen Chromosomen eine Längsspalte spüren; und doch wird durch ihre Genese sowohl als durch ihr späteres Schicksal eine Zusammensetzung derselben aus zwei Längshälften bewiesen.

Wie für die Pro- und Metaphasen so gilt es auch für die Anaphasen der von mir untersuchten Würmer, daß zwischen den beiden Reifungs- und den Furchungsteilungen kein wesentlicher Unterschied besteht. In jeder dieser Mitosen sieht man die Tochterchromosomen aus zwei Längshälften zusammengesetzt, deren Ursprung auch immer derselbe ist; sie sind nämlich direkt auf die beiden Arme eines V-förmigen Mutterchromosoms zurückzuführen. — Die beiden Längshälften der Tochterchromosomen sind an ihren polaren Enden meistens V-förmig miteinander verbunden; nicht selten werden aber auch Bilder angetroffen, wo sie auch hier, und zwar mit kugeligen Auftreibungen, frei endigen. Solche Bilder werden in den Reifungsteilungen, und besonders in der ersten, häufiger vorgefunden (Figg. 6 *d*, 9, 12, 27, 28) als in den Furchungsteilungen (Fig. 71).

Eine Komplikation des Anaphasenbildes kann in der ersten Reifungsteilung dann eintreten, wenn die für die folgende Mitose bestimmte Längsteilung schon in dieser Phase zum Vorschein kommt. Dies geschieht aber in unseren Objekten nur ausnahmsweise (Fig. 13), während es in gewissen andern ganz regelmäßig eintritt.

Wie die drei von mir untersuchten Würmer in betreff ihrer Chromosomverhältnisse unter sich aufs beste übereinstimmen, so glaube ich in ihren Anaphasenstrukturen auch Anknüpfungspunkte an andre Formen zu finden.

Anaphasenbilder mit längsgespaltenen Tochterchromosomen sind aus der ersten Reifungsteilung zahlreicher Objekte schon lange bekannt; meistens sind sie dann, wie die übrigen heterotypischen Charaktere, als Ausdruck einer Eigenart dieser speziellen Mitose betrachtet worden.

In seiner bekannten Übersicht der Reifungsliteratur ordnet Grégoire (1905) die früher beschriebenen Anaphasenbilder der Chromosomen in drei Gruppen ein, indem er sie als »‚V simples‘ parfois fondus à leur angle«, — »V doubles« und »V caudés« bezeichnet; er glaubt dabei auch als sicher annehmen zu können, daß alle diese Formen nur durch Längsteilung der ursprünglich einfachen Tochterchromosomen entstanden seien. »Il faut qu'une division longitudinale soit intervenue pour transformer les bâtonnets droits de l'insertion terminale en ‚V simples‘, pour transformer les bâtonnets recourbés de l'insertion intermédiaire en ‚V caudés‘ et pour transformer les V de l'insertion médiane en ‚V doubles‘« (loc. cit. S. 237).

Diese Auffassung der Anaphasenbilder spielt für Grégoire bei seiner Durchführung des »schéma hétérohoméotypique« eine große Rolle. — Durch die Kenntnis der in *Nereis*, *Thalassema* und *Cerebratulus* gefundenen Verhältnisse wird ihr Wert jedoch in hohem Maße verringert.

Erstens haben wir gesehen, daß V-förmige Chromosomen mit medianer Insertion durch Aufhören ihrer Spreizung in stäbchenförmige, terminal inserierte verändert werden können, — eine Veränderung die sowohl in Mutter- als in Tochterchromosomen vor sich gehen kann; wir haben in *Thalassema* Tochterchromosomen vorgefunden, die, trotzdem sie zweifellos aus zwei Längshälften zusammengesetzt waren, keine Spur einer Längsspalte nachweisen ließen. Endlich haben wir auch eine Verschiebung des Insertionspunktes konstatieren können, wodurch terminal inserierte Doppelstäbchen in »V caudés« verändert wurden. — Die Tochterchromosomen der heterotypischen Periode in *Nereis* würden nach Grégoire als »V simples«, diejenigen von *Thalassema* als »V caudés« bezeichnet werden müssen; keines von ihnen ist aber in der von Grégoire vorausgesetzten Weise entstanden.

Während nach Grégoire die in der ersten Reifungsteilung sichtbare Längsspalte der Tochterchromosomen immer nur als eine verfrühte Teilung für die folgende Mitose gedeutet werden muß, wird auf der andern Seite von den Verteidigern einer Postreduktionsteilung (McClung 1902, Sutton 1903 u. a.) der Standpunkt eingenommen, daß die Längsspalte der Tochterchromosomen ihrer Bivalenz Ausdruck gibt, indem die Längshälften eines Tochterchromosoms noch die beiden während der Konjugation vereinigten väterlichen und mütterlichen Chromosomen repräsentieren. Die beiden Konjuganten sind nach dieser Auffassung in der ersten Reifungsteilung längs-

geteilt worden, während sie in der zweiten voneinander getrennt werden.

Solange die Reifungsteilungen für sich allein betrachtet wurden, mußte es auch selbstverständlich scheinen, daß eine von diesen beiden Deutungen richtig sei; ein Drittes schien es nicht zu geben. In beiden Fällen würde aber eine Längsspalte der Tochterchromosomen nur in der ersten Reifungsteilung zu erwarten sein. Mit dem Nachweis wirklicher Längsspalten in den Tochterchromosomen auch andrer Mitosen müßte daher die Frage von der Bedeutung auch früher bekannter Spaltbildungen zu erneuter Prüfung aufgenommen werden.

Als ich in *Enteroxenos* (1905, 1906) in der zweiten Reifungsteilung Anaphasenbilder gefunden hatte, die mit denjenigen der ersten völlig übereinstimmten, glaubte ich die hier gefundene Längsspalte der Chromosomen[1]) auch in derselben Weise deuten zu müssen, wie es für die erste Reifungsteilung geschehen war, — entweder als eine verfrühte Teilung für die folgende Mitose oder als Ausdruck einer noch bestehenden Bivalens der Chromosomen. — Da nach einer Untersuchung der Prophasen der ersten Furchungsteilung die erste Möglichkeit ausgeschlossen schien, bin ich bei der letzteren stehengeblieben, indem ich den Schluß gezogen habe, daß die bei der Konjugation erworbene Doppelheit der Chromosomen am Ende der beiden Reifungsteilungen noch nachweisbar sei, — daß also die Konjugation nicht nur vorübergehend sei, sondern daß sie früher oder später zu einer völligen Verschmelzung beider Konjuganten führe.

Nach der Veröffentlichung meiner Befunde in *Enteroxenos* ist auch in einer rasch zunehmenden Reihe andrer Objekte eine Längsspalte der Tochterchromosomen der zweiten Reifungsteilung nachgewiesen worden (*Myxine* Schreiner 1905[2]), *Ascaris mystax* Marcus 1905, *Dytiscus* Schäfer 1907, *Nereis* und *Thalassema* Bonnevie 1907, Oligochaeten Vejdovsky 1907). — Mit überzeugender Klarheit hat

[1]) Die negativen Befunde A. und K. E. Schreiners (1907) in diesem Punkte können den Wert meiner Beobachtungen nicht beeinflussen. Eine Doppelheit der Chromosomen ist nämlich in *Enteroxenos* wie auch in *Nereis* und *Thalassema* lange nicht in allen Zellen sichtbar; es läßt sich daher wohl denken, daß man bei einer flüchtigen Übersicht dieser Stadien keine längsgespaltenen Chromosomen zu Gesicht bekommt.

[2]) Die Doppelheit der Chromosomen in *Myxine*, die von A. und K. E. Schreiner (1905) zuerst einmal eingehend diskutiert worden war, wird nach erneuter Prüfung des Materials (1906 b) nicht mehr erwähnt. Später (1907) wird sie als »eine schwach ausgesprochene Längslichtung« wieder besprochen.

vor allen VEJDOVSKY diese Doppelheit der Chromosomen am Ende der zweiten Reifungsteilung demonstriert; auch wird durch die in seinen Figg. 132—137 dargestellten Bilder die völlige Übereinstimmung im Bau der Tochterchromosomen beider Reifungsteilungen über jeden Zweifel erhoben (vgl. Textfig. V $_{1\text{ und }2}$ dieser Abh.). — VEJDOVSKY ist dann auch selbst zu dem Schluß gekommen, daß beide Reifungsteilungen in seinen Objekten, wie in *Enteroxenos*, als Äquationsteilungen, und daß die Chromosomen noch am Ende derselben als bivalent zu betrachten seien.

Auch außerhalb der Reifungsteilungen werden aber Spaltbildungen der Chromosomen vorgefunden, die durch ihre bloße Existenz zur Vorsicht bei einer Beurteilung dergleichen Formationen mahnen.

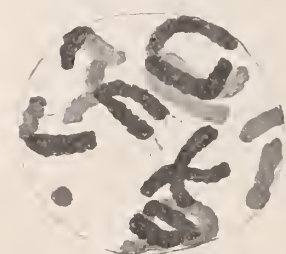
So haben wir in den Anaphasenbildern von *Nereis*, *Thalassema* und *Cerebratulus* »falsche« Längsspalten der Tochterchromosomen vorgefunden, die von den echten oft nur durch Kenntnis der Genese dieser Chromosomen unterscheidbar sind. — Sie werden sowohl in der ersten Reifungsteilung als in jeder folgenden Mitose durch starke Annäherung der Arme V-förmig gebogener Fädchen vorgetäuscht. Die große Ähnlichkeit dieser Anaphasenbilder mit denjenigen andrer, früher bekannter Formen macht es dabei wahrscheinlich, daß solche »falsche« Längsspalten der Chromosomen eine größere Verbreitung haben. So halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß sowohl die von mir in *Enteroxenos* als die von VEJDOVSKY in Oligochaeten beschriebene Doppelheit der Chromosomen in ähnlicher Weise zu deuten ist wie in *Nereis* (siehe unten).

Aber auch wirkliche Längsspalten der Chromosomen kommen in den verschiedensten Objekten und unter solchen Umständen vor, daß ihre Bedeutung noch lange nicht klar scheint. — Indem ich an den verschiedenen Beschreibungen von Spaltbildungen, die in einer Verkennung der Telophasenstrukturen ihren Grund haben, vorübergehe, möchte ich hier nur die in *Allium* in der frühen Prophase konstant und in der Anaphase ausnahmsweise (BONNEVIE 1908, Figg. 67—68, 79) auftretenden Längsspalten erwähnen, und ebenso auch die ganz entsprechenden Spaltbildungen in der ersten Furchungsteilung von *Ascaris megal.* (loc. cit. Figg. 2—3, 22), die zuerst von VAN BENEDEN (1883, 1887) und von HERLA (1895) erwähnt worden sind. In keinem dieser Fälle läßt sich mit Sicherheit entscheiden, ob die Spaltbildung als Vorbereitung einer später folgenden Mitose oder als Ausdruck einer zwischen gewissen Chromosomenteilen existierenden Repulsion aufzufassen sei; noch weniger läßt sich dann

natürlich die Frage beantworten, ob eine etwaige Repulsion in einer physiologischen Verschiedenheit (Bivalens) der Chromosomenteile oder in ihrer chemischen Zusammensetzung ihren Grund habe.

Zu den hier erwähnten Spaltbildungen lassen sich heute noch andre fügen. — In den achtstrahligen Chromosomen der ersten Reifungsteilung von *Ascaris mégal. univalens*, die, wie oben erörtert, durch Spreizung der vier median verbundenen Stäbchen der ursprünglichen Tetraden zustande kommen, läßt sich zuweilen in jedem Arm eine deutliche Längsspalte nachweisen (Textfig. P $_{4-5}$). Diese Spalte hat mit den Reifungsteilungen direkt nichts zu tun; die Enkelchromosomen sind ja durch die Stäbchen selbst repräsentiert, und die Pläne beider Reifungsteilungen sind in den weit klaffenden Spalten zwischen diesen Stäbchen zu ersehen. Die eben besprochenen Längsspalten müssen daher in den innerhalb jedes Stäbchens wirksamen Kräften ihre Erklärung suchen. — Eine ganz entsprechende Längsspalte habe ich auch in den Prophasenkreuzen der Interkinese von *Amphiuma* vorgefunden (Bonnevie 1908 Fig. 92 und Textfig. R dieser Abhandlung).

Textfig. R.



Prophase der zweiten Reifungsteilung in *Amphiuma* ♂, mit längsgespaltenen Armen der Prophasenkreuze.

Eine Deutung dieser Spalten wie auch der oben erwähnten in *Allium* und *Ascaris* möchte ich vorläufig dahinstehen lassen.

Es bleibt uns nur noch übrig, die Anaphasenstrukturen von *Nereis* und *Thalassema* mit denjenigen gewisser andrer Formen direkt zu vergleichen.

Zuerst möchte ich hier die von Vejdovsky (1907) beschriebenen Oligochaeten in Betracht ziehen, in denen das Verhalten der Chromosomen in vielen Punkten mit den für unsre Würmer beschriebenen Verhältnissen übereinstimmt. — In beiden Gruppen treten unter den Prophasenstrukturen der Chromosomen die gleicharmigen Kreuze in den Vordergrund, was auf eine mediane Verbindung beider Tochterhälften eines Chromosoms hindeutet und auch eine mediane Insertion derselben an die Spindelfasern wahrscheinlich macht. Die Chromosomen werden weiter in beiden Formengruppen mit ihrer Längsachse äquatorial gerichtet auf der Spindel befestigt (Textfig. S. 1), und auch die während der Trennung der Tochterchromosomen zum Vorschein tretenden Metaphasenstrukturen

stimmen aufs beste miteinander überein. (Vgl. Textfig. S, T_{1-2} mit Figg. 9, 11 Taf. XIII.)

Die zweite Reifungsteilung verläuft in VEJDOVSKYS Objekten, wie in den meinigen, genau wie die erste, und auch die Karyomeren werden in beiden Gruppen in entsprechender Weise gebildet (siehe unten) — In betreff der ersten Furchungsteilung läßt sich, wie schon oben (S. 236) erwähnt, auch eine weitere Übereinstimmung vermuten.

Diese durchgehende Übereinstimmung unsrer tatsächlichen Befunde macht es auch wahrscheinlich, daß ein zwischen unsern Deutungen bestehender Unterschied durch weitere Untersuchungen beseitigt werden kann. — VEJDOVSKY hat den Übergang von den Prophasenkreuzen zu den *f*-förmigen Metaphasenchromosomen in einer Weise beschrieben, die von meinen in *Nereis* gewonnenen Befunden

Textfig. S.

1 2 3



Metaphasenbilder von Oligochaeten (nach VEJDOVSKY). 1. *Fridericia*; 2. *Rhynchelmis*; 3. *Enchytraeus*

wesentlich abweicht. Die beiden Armpaare eines Prophasenkreuzes werden nach VEJDOVSKY zuerst unter sich parallel gelagert, um dann durch selbständige gleitende Bewegung derart verschoben zu werden, daß das eine Stäbchen einer solchen »Dyade« schließlich in die Verlängerung des andern zu liegen kommt. Durch Querteilung der so gebildeten *f*-förmigen Chromosomen würde dann in Wirklichkeit eine Längsteilung der Mutterchromosomen effektuiert werden.

Gegen diese Darstellung VEJDOVSKYS läßt sich auf Grundlage seiner eigenen Abbildungen eine Reihe Einwendungen erheben. — Erstens finden wir auf seinen in andern Richtungen außerordentlich reichhaltigen Tafeln die für eine Untersuchung der Chromosomen so wichtigen Stadien der späten Prophase nur sehr spärlich vertreten. Diese Lücke genügt, um den wirklichen Zusammenhang zwischen Prophasenkreuzen und Metaphasenstrukturen zu verbergen. — Auch unter den positiven Befunden VEJDOVSKYS möchte ich einige hervorheben, die mit meiner Darstellung besser übereinstimmen als mit seiner eignen.

Die Umbildung der äquatorial gerichteten Dyaden (Textfig. S_1 dieser Abh.) in vertikal gestellte *f*-förmige Chromosomen (Textfig. S_3) sollte nach Vejdovsky ohne Mitwirkung der Zugfasern vor sich gehen, indem die beiden Stäbchen aneinander vorbeigleiten. — Mehrere Chromosomen seiner in Textfig. S_{1-2} hier reproduzierten Abbildungen scheinen doch eine andre Erklärung nahe zu legen, — diejenige nämlich, daß hier, wie in so vielen andern Formen, die beiden Tochterchromosomen durch den Zug der Spindelfasern, und zwar erst an ihren proximalen Enden, voneinander entfernt werden. Die *f*-förmigen Metaphasenchromosomen würden dann nicht durch ein gegenseitiges Vorbeigleiten der beiden Stäbchen einer Dyade, sondern durch Eröffnung des zwischen ihnen befindlichen Winkels von 0°—180° zustande kommen.

Die Metaphasenchromosomen der Oligochaeten sind aber nicht alle *f*-förmig; es kommen kreuzförmige Chromosomen vor (Textfig. T_{1-2}) und auch solche, in denen im Äquator vier freie Enden kreuzförmig auseinanderspreizen (Textfig. S_3). — Solche Chromosomenformen lassen sich in Vejdovskys Theorie kaum hineinpassen; ja es würde wohl ohne Kenntnis der in *Nereis* und besonders in *Thalassema* gefundenen Verhältnisse kaum möglich sein, für die letzterwähnte Chromosomenform eine befriedigende Erklärung zu geben. — Wir haben aber in *Nereis* und *Thalassema* gesehen, wie die Prophasenkreuze unter Annäherung ihrer Arme in V-förmige oder sogar in stäbchenförmige Chromosomen umgebildet werden können. Die V-förmigen Chromosomen wurden in der ersten Reifungsteilung von *Thalassema* sehr häufig unter Bildung von Metaphasenkreuzen, denjenigen von Vejdovsky abgebildeten völlig entsprechend, geteilt; die stäbchenförmigen Chromosomen dagegen haben während der Trennung ihrer Tochterchromosomen ein mehr oder weniger deutlich *f*-förmiges Stadium durchlaufen (Figg. 8—11, 116). Diese beiden Metaphasenstrukturen waren infolge ihrer Genese unter sich nicht wesentlich verschieden. — Chromosomenformen, wie die in Textfig. S_3 abgebildete, mit vier kreuzförmig spreizenden Enden im Äquator, habe ich zwar in meinen Objekten nie vorgefunden. Vorausgesetzt aber, daß die Chromosomen von *Rhynchelmis* den gleichen Bau haben wie diejenigen von *Thalassema*, läßt sich auch diese Form ohne Schwierigkeit verstehen. Wenn die sich trennenden Tochterhälften trotz ihres anscheinend einheitlichen Baues in Wirklichkeit V-förmig sind, dann müssen in den äquatorialen Verdickungen der *f*-förmigen Chromosomen ihre vier freien Enden enthalten sein. Mit Kenntnis

der während der heterotypischen Periode wirksamen spreizenden Kräfte der Chromosomen wird es aber dann nicht überraschen, zuweilen auch eine kreuzförmige Spreizung dieser Enden vorzufinden. — Es ist dies ein Phänomen derselben Art wie die Spreizung der freien Enden der »Siegelringe«.

Wenn ich in meiner Deutung der *Rhynchelmis*-Chromosomen recht habe, dann folgt daraus wieder, daß die anscheinend einheitlichen Tochterchromosomen, wie in *Thalassema*, eine »falsche« Längsspalte in sich verbergen müssen, die vor der Kernbildung wieder sichtbar werden kann. Es ist dann aber auch natürlich, die zuweilen schon in der frühen Anaphase in diesen Chromosomen sichtbare Spalte (Textfig. T_1) in derselben Weise zu deuten, wie in *Thalassema* — nicht also als eine verfrühte Längsteilung für die folgende Mitose,

Textfig. T.



Metaphasenchromosomen von Oligochaeten (nach Vejdovsky). 1. *Rhynchelmis* und *Enchytraeus*; 2. *Enchytraeus*.

sondern nur als eine »falsche«, auf den Winkel zwischen beiden Armen eines V-förmigen Mutterchromosoms zurückführbare Längsspalte. Das Verhalten beider Längsteile bei der Karyomerenbildung, das mit dem in *Nereis* und *Cerebratulus* sehr wohl übereinstimmt, spricht auch zugunsten dieser Annahme.

In der sehr spärlichen Literatur über die Chromosomen der Furchungsteilungen habe ich vergebens eine mit meinen Resultaten übereinstimmende Darstellung gesucht. — Nur glaube ich in den von Bresslau (1904) gegebenen Abbildungen der Furchung von *Mesostomum Ehrenbergi* Verhältnisse zu erkennen, die in derselben Weise erklärt werden müssen wie die Furchungsbilder von *Thalassema*.

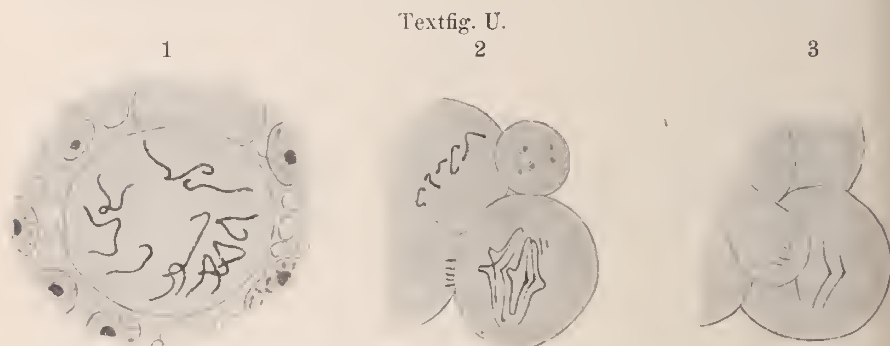
Bresslau beschreibt die Chromosomen der Furchungsteilungen als »lange und verhältnismäßig dünne Fäden«. Man sieht in seiner Fig. 17 (Textfig. U_1 dieser Abh.) die V-förmig gebogenen Chromosomen in ganzer Länge in der Äquatorialplatte liegen. — Die Teilung dieser

Chromosomen soll nun nach Bresslau in folgender Weise vor sich gehen (loc. cit. S. 226):

»Die Ausbildung der Tochterplatten aus der Äquatorialplatte geht derart vor sich, daß die lang ausgewachsenen Chromosomfäden sich in continuo mit ihrer einen Hälfte auf dieser, mit der andern auf jener Seite der Teilungsspindel einstellen und dadurch zu einer nach beiden Polen hin konvergierenden Figur anordnen« (Textfig. U $_{2-3}$). — »Wenn sich sodann die langen Chromosomen in der Richtung der Äquatorialebene der Quere nach spalten, sind beide Tochterplatten . . . . . auf einmal fertig ausgebildet.«

Ein solcher Teilungsvorgang, mit Querteilung der Chromosomen in einer Reihe aufeinanderfolgender Mitosen würde, wenn er be-

Textfig. U.



Furchungsteilungen von *Mesostomum*. (Nach Bresslau.)

stätigt werden könnte, unsre allgemein geltenden Vorstellungen über die Natur der Mitose umstürzen müssen. — Ein Vergleich mit den in *Nereis* und besonders in *Thalassema* gefundenen Verhältnissen ergibt aber, daß die von Bresslau dargestellten Bilder auch in einer andern, mit unsrer Auffassung der Mitose viel besser übereinstimmenden Weise erklärt werden können. Wenn nämlich, wie in *Thalassema*, die V-förmig gespreizten Mutterchromosomen (Textfig. U $_{1,2}$ oben) durch Annäherung ihrer Arme in stäbchenförmige umgebildet worden sind, dann würden auch nach Längsteilung dieser Chromosomen Anaphasenbilder folgen müssen, wie die von Bresslau abgebildeten (vgl. Textfig. U $_{1-3}$ mit Figg. 114—116, Taf. XVIII).

Mit Ausnahme dieser Befunde Bresslaus habe ich in der Literatur nichts gefunden, was auf eine allgemeine Verbreitung der in *Nereis* gefundenen Anaphasenstrukturen der Furchungsteilungen hindeuten könnte. — Dies negative Resultat bedeutet aber nicht viel, da, wie

schon mehrmals erwähnt, den Furchungsteilungen in der cytologischen Forschung des letzten Jahrzehntes nur sehr geringe Aufmerksamkeit gewidmet worden ist.

—

Eine Schwierigkeit für unsre Beurteilung der Anaphasenstrukturen ist aus der schon oben erwähnten Tatsache zu ersehen, daß die aus V-förmigen Mutterchromosomen herstammenden Tochterchromosomen nicht immer selbst V-förmig, sondern aus zwei anscheinend selbständigen, parallel gelagerten Stäbchen zusammengesetzt sind (Figg. 9, 27, 28, 71, 97, 98). Meistens finden wir in solchen Fällen die polaren Enden der Stäbchen kugelig aufgetrieben. — Wie aus meinen Abbildungen hervorgeht, werden solche Tochterchromosomen in der ersten Reifungsteilung häufiger angetroffen als in späteren Mitosen.

Wenn diese äußere Selbständigkeit der beiden Hälften eines Tochterchromosoms auch einer inneren Verschiedenheit derselben Ausdruck gibt, dann würden diese Bilder für eine Beurteilung der Reifungsvorgänge von entscheidender Bedeutung sein. Man müßte aber bei einer Beurteilung derselben ausdrücklich in Betracht ziehen, daß sie nicht nur in den Reifungs-, sondern auch in den Furchungsteilungen zum Vorschein kommen können. — Ich bin aber nach einer Untersuchung zahlreicher solcher Bilder dazu gekommen, der Trennung der beiden Hälften eines V-förmigen Tochterchromosoms keine große Bedeutung beizulegen. Durch die kugelig aufgetriebenen Enden beider Stäbchen sowie durch ihr häufiges Vorkommen in der ersten Reifungsteilung werden diese Bilder mit den aus der Konsistenzveränderung der Chromosomen folgenden Charakteren der heterotypischen Mitose in eine Reihe gestellt. — Wir haben schon früher gesehen, daß die zuerst als »V simples« (Grégoire 1905) charakterisierbaren Tochterchromosomen durch eine Verschiebung des Insertionspunktes in »V caudés« umgebildet werden können; ein tropfenförmiges Zusammenfließen der außerhalb des Insertionspunktes liegenden Chromatinsubstanz ihrer beiden Arme würde aber dann genügen, um eine Unterbrechung der V-förmigen Verbindung zu bewirken. — Ich bin daher geneigt, die Unterbrechung der V-förmigen Verbindung beider Hälften eines Tochterchromosoms für unwesentlich zu halten, indem ich sie als Resultat einer durch die Fixation bewirkten Kontraktion der heterotypisch verflüssigten Chromatinsubstanz betrachten möchte.

Karyomerenbildung und Chromatinstrukturen des Kerns.

Auch in bezug auf die Kernbildung haben wir in den drei von mir untersuchten Würmern eine durchgehende Übereinstimmung gefunden. — Zwischen beiden Reifungsteilungen der Eier findet in diesen Objekten keine Kernrekonstruktion statt; nach der zweiten Reifungsteilung dagegen und am Ende jeder Furchungsteilung werden die Tochterkerne durch Karyomerenbildung angelegt. — Die Karyomeren werden in allen Objekten in gleicher Weise entwickelt, indem an der Seite oder zwischen beiden Armen eines V-förmigen Tochterchromosoms[1] ein rasch wachsender Tropfen hyaliner Flüssigkeit angesammelt wird (Figg. 30—35, 50, 54—57, 107, 118—119, 126—129). Während des Wachstums dieser Tropfen scheinen die sie V-förmig umschließenden Chromatinfädchen zuerst stark verjüngt und fein spiralig gedreht zu werden; sie nehmen dann auch rasch an Länge zu, während sie ihre ursprüngliche Lage im wesentlichen behalten. — Durch Verschmelzung der aneinandergrenzenden Karyomeren werden früher oder später einheitliche Tochterkerne gebildet; auch innerhalb derselben scheinen jedoch die Chromatinfädchen ihre Lage zu behalten; sie kommen nämlich in der folgenden Prophase in einer Anordnung zum Vorschein, derjenigen der Telophase genau entsprechend (Figg. 60—61, 65—66).

Wie stimmen nun diese Befunde mit den schon früher bekannten Resultaten überein?

Eine Entstehung des Kerns durch Karyomerenbildung scheint in den Mitosen des sich furchenden Eies recht allgemein vorzukommen; besonders häufig ist sie in Würmern und Mollusken — in Eiern also, deren Chromosomen im Verhältnis zur Größe der achromatischen Teilungsfigur relativ klein sind — vorgefunden worden. Junge Karyomeren und auch verschiedene Stadien ihrer Verschmelzung zum einheitlichen Kern sind oft abgebildet und beschrieben worden. — Nur selten sind dabei aber die allerersten Stadien der Karyomerenbildung in Betracht gezogen worden.

Auch hier müssen die von Vejdovsky (1907) an Oligochaeten gewonnenen Resultate in erster Reihe besprochen werden. Die schon

[1] Zur Zeit der Karyomerenbildung habe ich überall eine V-förmige Verbindung beider Hälften eines Tochterchromosoms vorgefunden; diese Tatsache spricht auch zugunsten der Annahme, daß die auf früheren Stadien zuweilen sichtbare Unterbrechung dieser Fädchen ein Kunstprodukt sei.

oben hervorgehobene Übereinstimmung unsrer Objekte macht sich nämlich auch in bezug auf die Karyomerenbildung geltend, wie es aus einem Vergleich meiner Abbildungen mit denjenigen von VEJDOVSKY (Textfig. V dieser Abh.) ohne weiteres hervorgeht. In beiden Fällen sieht man die früher parallel gelagerten Hälften der Tochterchromosomen V-förmig auseinanderdivergieren, während der dabei entstehende Winkel mit hyaliner Flüssigkeit gefüllt wird. — Wie es in meinen Objekten der Fall ist, so hat auch VEJDOVSKY gefunden, daß die beiden Hälften der Doppelchromosomen zur Zeit der Kernbildung eine Tendenz zeigen, an ihren polaren Enden miteinander zu verschmelzen, und daß sie »sich der jeweiligen Gestalt der hyalinen Substanz anpassend, — — eine bogenförmige oder gekrümmte Gestalt« annehmen (loc. cit. S. 51).

Auch in betreff der Karyomerenbildung besteht aber zwischen

Textfig. V.



1 Tochterplatte der ersten Reifungsteilung, 2—3 Kernbildung in *Rhynchelmis*. (Nach VEJDOVSKY.)

der von VEJDOVSKY gegebenen Deutung seiner Befunde und der meinigen ein zwar nicht sehr wesentlicher Unterschied. Ich habe die Karyomerenbildung als eine Ansammlung von hyaliner Flüssigkeit außerhalb der Chromosomen — an ihrer Seite oder zwischen ihren beiden Armen — beschrieben. VEJDOVSKY dagegen betrachtet (S. 51) »die hyaline Substanz der Karyomeren als die achromatische Grundsubstanz der Chromosomen, die nach der vollbrachten zweiten Reifungsteilung in größerem Maße heranwächst«. Im allgemeinen hält er es daher auch für wahrscheinlich, daß es (S. 59) »ausschließlich das Linin des Mutterkernes ist, das sich durch das Aufquellen zur Grundsubstanz des Kernes oder zum Kernsaft umwandelt und das Gerüst des Tochterkernes aus dem mütterlichen Chromatin zustande kommt.«

Für einen solchen Schluß finde ich weder in den von mir studierten Objekten noch in VEJDOVSKYS Abbildungen der betreffenden Stadien der Oligochaeten (Textfig. V_{2-3}) eine Grundlage.

In den jüngsten Karyomeren sind die oberflächlich gelegenen Chromosomen noch völlig scharf konturiert; ihre Färbbarkeit und auch ihre Größenverhältnisse sind noch ganz unverändert. Nichts scheint überhaupt darauf hinzudeuten, daß in ihnen eine Aufquellung oder sogar ein Austreten ihrer achromatischen Substanz stattgefunden haben sollte. — Ich glaube zwar mit Vejdovsky, daß die achromatische Substanz der Chromosomen früher oder später in die Flüssigkeit der Karyomeren aufgelöst wird; das erste Anzeichen einer solchen Differenzierung ist aber erst später, und zwar in einer deutlich wahrnehmbaren Verjüngung der Chromosomen (Figg. 50, 55—56, 118—119), zu erkennen. — Wenn sie auch schon früher eingetreten wäre, so kann man doch, meiner Meinung nach, nicht ohne Umkehrung der Werte den Kernsaft als ein Aufquellungsprodukt der Chromosomen betrachten. Ihre im Verhältnis zur Kerngröße winzig kleine Menge achromatischer Substanz würde doch wohl nur durch Flüssigkeitsaufnahme von außen her so riesig aufquellen können, und der Kernsaft des sich entwickelnden Kernes würde also auch unter dieser Voraussetzung wesentlich nicht aus den Chromosomen selbst, sondern aus ihren Umgebungen herstammen.

Grégoire et Wygaerts (1904) haben schon gezeigt, daß eine Kernbildung durch Verschmelzung ursprünglich getrennter Karyomeren von der gewöhnlichen Kernrekonstruktion nicht wesentlich verschieden ist. — In beiden Fällen werden um die Chromosomen Flüssigkeitvacuolen angesammelt, innerhalb deren die Differenzierung der Chromosomen vor sich geht. Von der gegenseitigen Lage der letzteren hängt es dabei ab, ob die eine oder andre Form einer Kernbildung statthaben soll.

In diesem Punkt stimmen meine Resultate völlig mit denjenigen der belgischen Forscher überein. Die Chromosomen scheinen in der Telophase die Fähigkeit zu haben, hyaline Flüssigkeit aus den Umgebungen an sich heranzuziehen, und an der Grenze zwischen Cytoplasma und Kernsaft wird eine Membran ausgeschieden. — Wenn in der Tochterplatte die Chromosomen gleichmäßig verteilt und nicht zu weit voneinander gelegen waren, dann berühren sich schon von Anfang an die um die einzelnen Chromosomen gebildeten Vacuolen, und sie werden durch eine gemeinsame Membran von dem umgebenden Cytoplasma getrennt. Wenn aber der Abstand zwischen den Chromosomen im Verhältnis zur Größe der zuerst herangezogenen Flüssigkeitstropfen zu weit ist, dann werden die letzteren von je

einer eigenen Membran umgeben. Erst wenn die Vacuolen zu gegenseitiger Berührung herangewachsen sind, findet in diesem Falle eine Auflösung der Membranen und eine daraus folgende Verschmelzung der Karyomeren statt.

In betreff der Umbildung der Chromatinfädchen selbst besteht dagegen zwischen Grégoires Resultaten und den meinigen derselbe Gegensatz, der schon in einer früheren Abhandlung (Bonnevie 1908) diskutiert worden ist. — Während Grégoire nämlich in den Karyomeren von *Trillium*, wie auch in den *Allium*-Kernen, eine schwammartige Vacuolisierung der Chromosomen zu sehen glaubt, so stimmen meine in *Nereis*, *Thalassema* und *Cerebratulus* gewonnenen Resultate mit den von mir beschriebenen Verhältnissen der *Ascaris*-, *Allium*- und *Amphiuma*-Chromosomen sehr wohl überein.

Textfig. W.



Telophase einer Furchungsteilung in *Mesostomum ehrenbergi*. (Nach Bresslau.)

Ich habe in den erwähnten Objekten eine Verjüngung der Chromosomen in der Telophase beschrieben, die dadurch charakterisiert wird, daß die chromatische Substanz der letzteren in Form eines dünnen Spiralfadens herausdifferenziert, die achromatische aber im Kernsaft aufgelöst wird. Der zuerst ganz dünne Spiralfaden, der schon ein junges Chromosom der folgenden Mitose repräsentiert, wächst während der »Kernruhe« zu charakteristischer Länge aus, um erst am Ende dieser Periode, und zwar durch Flüssigkeitsaufnahme, seine endgültige Form und einen gestreckten Verlauf anzunehmen.

In *Nereis*, wo die Chromosomen viel kleiner sind als in den eben besprochenen Arten, läßt sich eine Zusammensetzung derselben aus chromatischer und achromatischer Substanz nicht wahrnehmen. Die Veränderungen, die sie während der Telophase durchlaufen, stimmen jedoch mit den in *Allium* gefundenen Verhältnissen sehr wohl überein. — In den kleinen Chromosomen der *Nereis*-Karyomeren findet, wie in den großen der *Allium*-Kerne, eine starke Verjüngung statt (Figg. 53—56), und gleichzeitig nehmen die jetzt dünnen Chromatinfädchen einen spiralig geschlängelten Verlauf an; dies läßt sich im Lichte der deutlicher zutage tretenden Verhältnisse der *Allium*-Chromosomen wohl auch so deuten, daß in den alten Chromosomen,

unter Verlust ihrer achromatischen Substanz, die jungen spiralig gedrehten Chromosomen der folgenden Mitose endogen entstehen. Die letzteren, die unter sich durch Anastomosen verbunden werden, nehmen während der Kernperiode stark an Länge zu (Figg. 56—59), um in der folgenden Prophase unter Beibehaltung ihrer ursprünglichen Lage die Spiraldrehung aufzugeben und ihre endgültige Form anzunehmen.

Bresslau (1904) beschreibt die Karyomerenbildung in *Mesostomum ehrenbergi* als einen (S. 226) »Zerfall der Chromosomen in kleine Chromatinkügelchen«, die sich dann »mit hellen Höfen umgeben«. — Im Lichte meiner Befunde in *Nereis* glaube ich jedoch in der von Bresslau gegebenen Abbildung einer Telophase (Textfig. W dieser Abh.) keinen Zerfall der Chromosomen, sondern vielmehr eine beginnende Verjüngung derselben zu sehen.

Heterotypische Mitose als Reifungscharakter.

Wir haben im vorhergehenden gefunden, daß die Reifungsteilungen in den von mir untersuchten Objekten in keiner ihrer Phasen von den nachfolgenden Furchungsteilungen wesentlich verschieden sind, —

daß ihre so viel umschriebenen Eigentümlichkeiten nur Ausdrücke gewisser heterotypischer Charaktere sind, die in der ersten Reifungsteilung zum erstenmal und in vollster Entwicklung zum Vorschein treten, die aber im Laufe der folgenden Mitosen früher oder später wieder schwinden, —

daß diese heterotypischen Charaktere, die als Begleiterscheinungen der Chromosomenkonjugation betrachtet werden können, sich wesentlich in drei Veränderungen im Verhalten der Chromosomen Ausdruck geben, nämlich in 1. einer Konsistenzveränderung mit Neigung zur Agglutination und Verringerung der Elastizität der Chromosomen, 2. einer Tendenz zu verfrühter Teilung und 3. einer Steigerung der auch sonst während der Prophase wirksamen spreizenden Kräfte der Chromosomen, —

daß diese drei Charaktere, die, in verschiedener Weise miteinander kombiniert, den heterotypischen Chromosomenformen zugrunde liegen, in ihrem Auftreten voneinander unabhängig sind: die Konsistenzveränderung wird in meinen Objekten zuerst rückgängig, dann hört die Chromosomenteilung auf verfrüht einzutreten, und

endlich wird mit einer Herabsetzung der spreizenden Kräfte die heterotypische Periode beendigt.

Die inneren Ursachen dieser heterotypischen Charaktere lassen sich zurzeit noch nicht ermitteln. Ich habe daher in dieser Abhandlung nichts andres tun können, als ihr Auftreten in einer Reihe von Mitosen zu konstatieren und einen Versuch zu machen, ihre Wirkungen zu analysieren. — Es ergibt sich aber hier zuletzt noch die Frage, ob aus dieser Analyse Schlüsse gezogen werden können in bezug auf die Natur der Reifungsteilungen und der Chromosomenreduktion.

Meine Resultate in diesem Punkte sind wesentlich nur negativer Art. Ich habe in meinen Objekten nicht nur für die Annahme einer Reduktionsteilung keinen einzigen Beweis finden können; meine Untersuchung hat auch ergeben, daß die früher in der heterotypischen Natur der ersten Reifungsteilung gesehenen Stützen einer solchen Annahme sämtlich hinfällig sind. — Die beiden Reifungsteilungen müssen daher, bis etwas andres bewiesen worden ist, als Äquationsteilungen aufgefaßt werden, deren Aussehen infolge heterotypischer Eigenschaften der Chromosomen in charakteristischer Weise verändert worden ist.

Eine endgültige Entscheidung der Frage nach der Chromosomenreifung ist jedoch nicht in den Reifungsteilungen, sondern auf einem früheren Stadium, in den Vorgängen der Chromosomenkonjugation, zu suchen; es ist wohl überhaupt sehr fraglich, ob sie sich durch morphologische Untersuchungen lösen läßt.

Wenn in einem Objekt der Beweis geliefert werden kann, daß jedes der zu einem Paare konjugierten Chromosomen seine Selbständigkeit völlig bewahrt hat, dann — aber auch nur dann — ist in diesem Objekt die notwendige Vorbedingung für eine Reduktionsteilung gegeben. — Wenn aber die Vereinigung der beiden Chromosomen auf irgend einem Stadium genügend intim gewesen ist, um einen Austausch ihrer Teile zu erlauben, dann läßt sich nicht mehr entscheiden, ob die später sich trennenden Hälften der bivalenten Chromosomen dieselben sind, die früher konjugiert haben. Wir wissen dann nicht, ob eine völlige Verschmelzung beider Chromosomen oder nur ein Austausch ihrer Teile stattgefunden hat; wir haben auch kein Mittel, zu entscheiden, ob etwa selbständig gebliebene Teile beider Konjuganten in der ersten Reifungsteilung oder in einer späteren Mitose wieder voneinander abgespalten werden. — Die sehr interessanten Resultate TISCHLERS (1908) an Bastardpflanzen haben ja auch er-

geben, daß die Abspaltung von erblichen Merkmalen nicht an die Reifungsteilungen gebunden scheint, sondern daß »ganz die nämlichen Spaltungen« sich »auch in vegetativen Zellen mit „typischen" Kernteilungen zeigen« (loc. cit. S. 129).

Ich glaubte früher (Bonnevie 1905, 1906) die in den Tochterchromosomen der zweiten Reifungsteilung von *Enteroxenos* wahrnehmbare Längsspalte als Ausdruck einer noch bestehenden Bivalenz dieser Chromosomen auffassen zu müssen; es schien mir nämlich überwiegend wahrscheinlich, daß diese Längsspalte auf eine entsprechende Spalte der bivalenten Mutterchromosomen der ersten Reifungsteilung zurückführbar sei. — Die starke Kontraktion der Chromosomen in der Metaphase steht jedoch in dem erwähnten Objekt einer genauen Verfolgung dieser Verhältnisse im Wege; neben der von mir gegebenen Deutung möchten daher wohl auch andre Platz finden (A. und K. E. Schreiner 1907).

In *Nereis* dagegen, deren Anaphasenbilder denjenigen von *Enteroxenos* völlig entsprechen, ließ sich der Ursprung der in den Tochterchromosomen existierenden Längsspalte sicher konstatieren. Meine frühere Annahme wurde dabei insoweit bestätigt, als die Tochterchromosomen der zweiten Reifungsteilung und der Furchungsteilungen in ihrem Bau denjenigen der ersten Reifungsteilung völlig entsprechen, — und daß in allen diesen Mitosen die Längsspalte der Tochterchromosomen auf eine ebensolche der Mutterchromosomen zurückführbar ist. — In betreff der Deutung dieser Spalte läßt sich aber zurzeit nur folgendes sagen:

Wenn — wie von den Verteidigern einer Reduktionsteilung allgemein angenommen wird — die Spreizung der Chromosomenhälften in der Prophase der ersten Reifungsteilung einer Bivalenz der Chromosomen Ausdruck gibt, dann muß in *Nereis* dasselbe auch für jede der folgenden Mitosen Geltung haben. Die beiden Arme eines V-förmigen Mutterchromosoms würden dann die beiden Konjuganten repräsentieren, und die Bivalenz würde so durch Längsteilung dieser Chromosomen jedesmal auf die Tochterchromosomen überführt werden. — Die Längsspalte der letzteren würde unter dieser Voraussetzung als ein sichtbarer Ausdruck ihrer Bivalenz aufgefaßt werden müssen.

Wenn aber auf der anderen Seite die Spreizung der Chromosomen in den Furchungsteilungen sowie die parallele Lagerung beider Hälften ihrer Tochterchromosomen nur als heterotypisch modi-

fizierte Ausdrücke einer allgemeinen Mechanik der Mitose aufgefaßt werden, — dann läßt sich diese Auffassung auch mit demselben Recht auf die beiden Reifungsteilungen überführen. Die Längsspalte der Tochterchromosomen würde dann in keiner dieser Mitosen mit ihrer Bivalenz in Verbindung gesetzt werden können.

In der vorläufigen Mitteilung meiner *Nereis*-Untersuchungen (1907) habe ich zu diesen beiden Alternativen noch nicht Stellung genommen. — Auch heute lassen sich die oben erörterten Fragen nicht endgültig beantworten; es ist mir nämlich nicht möglich gewesen, für eine Untersuchung der Genese der in der ersten Reifungsteilung auftretenden Prophasenkreuze Material zu schaffen.

Doch glaube ich, durch meine Analyse der heterotypischen Charaktere einer Entscheidung jetzt näher gekommen zu sein.

Eine Spreizung mit nachfolgender Annäherung der Chromosomenteile tritt in den heterotypischen Mitosen unsrer Objekte mit solch einer rhythmischen Regelmäßigkeit zum Vorschein, und sie wird so oft auch in andern Formen und außerhalb der heterotypischen Periode vorgefunden, daß sie mit großer Wahrscheinlichkeit als Glied einer allgemeinen Mechanik der Mitose betrachtet werden muß. — Wenn aber diese Annahme richtig ist, dann verliert auch die Längsspalte der Tochterchromosomen, die in Wirklichkeit keine Längsspalte ist, ihre Bedeutung, und für die Annahme einer morphologisch wahrnehmbaren Bivalenz der Chromosomen lassen sich weder in den Reifungs- noch in den Furchungsteilungen Anhaltspunkte finden. — Nur die zuweilen vorkommenden Bilder, wo die V-förmige Verbindung beider Hälften eines Tochterchromosoms unterbrochen ist (s. oben S. 265), ließen sich noch für die Zusammensetzung der letzteren aus zwei selbständigen Hälften ins Feld führen. Doch darf, wie schon oben erörtert, auf solche Bilder kein zu großes Gewicht gelegt werden, da sie wahrscheinlich nur als Kontraktionsprodukte betrachtet werden dürfen, die in der flüssigen Konsistenz der Chromosomen ihren Grund haben.

Soweit ich aus den mir zur Verfügung stehenden Stadien schließen kann, scheint die Chromosomenkonjugation in meinen Objekten zu einer völligen Verschmelzung beider Konjuganten geführt zu haben. Wenn auch die einzelnen Teile der bivalenten Chromosomen während einer kürzeren oder längeren Periode ihre Selbständigkeit bewahren können, so läßt sich diese Selbständigkeit äußerlich nicht wahrnehmen.

Wie aus den obigen Erörterungen hervorgeht, möchte ich in den heterotypischen Charakteren der Reifungs- und Furchungsteilungen keine für die Chromosomenreduktion wesentlichen Momente, sondern nur Begleiterscheinungen der Konjugation sehen. — Als solche stehen sie denn auch unter sich in gewisser ursächlicher Verbindung. Mit einer Verflüssigung der Chromatinsubstanz, die eine für die Konjugation notwendige Bedingung sein mag, werden auch die im Innern derselben wirksamen physischen und chemischen Kräfte gewisse Veränderungen erleiden müssen. Als Ausdruck einer solchen läßt sich die Steigerung der spreizenden Kräfte der Chromosomen wohl auffassen. Der dritte heterotypische Charakter, die Tendenz zu verfrühter Teilung, mag vielleicht auch in erster Reihe mit der Konsistenzveränderung in Verbindung gesetzt werden. Ich möchte es doch für mehr wahrscheinlich halten, daß eine verfrühte Teilung der Chromosomen durch Unterbrechung der typischen Nacheinanderfolge der Mitosen hervorgerufen worden sei.

Eine solche ist auch schon früher, und zwar in zwei verschiedenen Weisen, vorausgesetzt worden; so ist von Grégoire (1904, 1908) und von A. Schreiner (1906) der Standpunkt verfochten worden, daß die erste Reifungsteilung, die von beiden Verfassern als eine Reduktionsteilung betrachtet wird, in die Reihe der gewöhnlichen Mitosen eingeschoben worden ist. — Im Gegensatz dazu sieht R. Hertwig (1908) das diplotäne Stadium der Oo-(Spermato-)cyten I als eine abortive, aus der ursprünglichen Reihe ausgefallene Mitose an.

Die erstere dieser beiden Auffassungen, die mit dem Gedanken an eine Reduktionsteilung fest verbunden ist, läßt sich mit meinen Resultaten nicht in Übereinstimmung bringen. — Inwieweit dies mit der letzteren der Fall ist, hoffe ich in einer folgenden Arbeit diskutieren zu können.

Kristiania, im Juli 1908.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

Beneden, Ed. van. 1883. Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation. Arch. de Biol. T. 4.

—— et Neyt, A. 1887. Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Acad. roy. Belg. Sér. 4. T. 14.

Bonnevie, K. 1905. Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. Anat. Anz. Bd. 26.

Bonnevie, K. 1906. Untersuchungen über Keimzellen. I. Beobachtungen an den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. Jen. Zeitschr. Bd. 41.
—— 1907. »Heterotypical« Mitosis in Nereis limbata. Biol. Bull. Vol. 13.
—— 1908. Chromosomenstudien. I. Chromosomen von Ascaris, Allium und Amphiuma. Ein Beitrag zur Lehre der Chromosomenindividualität. Arch. f. Zellforschung. Bd. 1.
Boveri, Th. 1887. Zellenstudien. I. Die Bildung der Richtungskörperchen bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides. Jena.
Brauer, Aug. 1893. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megal. Arch. mikr. Anat. Bd. 42.
Bresslau, E. 1904. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. Die Entwicklung der Rhabdocölen und Alloicölen. Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 76.
Carnoy, J. B. 1886. La cytodiérèse de l'œuf: La vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megal. Cellule. T. II.
Duesberg, J. 1908. Les divisions des Spermatocytes chez le Rat. Arch. f. Zellforschung. Bd. 1.
Fick, R. 1907. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomhypothesen, Bastardregeln. Ergebn. Anat. u. Entw. Bd. 16.
Flemming, W. 1887. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. mikr. Anat. Bd. 29.
Foot, K. and Strobell, E. C. 1905. Prophases and metaphase of the first maturation spindle of Allolobophora foetida. Amer. Journ. Anat. Vol. 4.
Gehuchten, A. van. 1887. Nouvelles observations sur la vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megal. Anat. Anz. Bd. 2.
Grégoire, V. 1904. La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. Cellule. Vol. 21.
—— 1905. Les résultats acquis sur les cinèses de maturations dans les deux règnes. Cellule. Vol. 22.
—— 1906. La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (racines d'Allium). Cellule. Vol. 23.
—— 1908. Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée? Cellule. Vol. 25.
—— et Wygaerts, A. 1904. La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. Cellule. Vol. 21.
Griffin, B. B. 1899. Studies on the Maturation, Fertilization and Cleavage of Thalassema and Zirphaea. Journ. of Morphol. Vol. 15.
Häcker, V. 1892. Die Kernteilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von Cyclops. Arch. mikr. Anat. Bd. 39.
—— 1900. Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anz. Bd. 17.
—— 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebn. u. Fortschr. Bd. 1.
Herla, V. 1895. Étude des variations de la mitose chez l'ascaride mégal. Arch. de Biol, T. 13.
Hertwig, O. 1890. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. mikr. Anat. Bd. 36.
Hertwig, R. 1908. Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforschung. Bd. 1.
Jenkinson, J. W. 1905. Observations on the Maturation and Fertilisation of the Egg of the Axolotl. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 48.

Lefevre, Ch. 1907. Artificial Parthenogenesis in Thalassema mellita. Journ. Exper. Zool. Vol. 4.

Lillie, R. 1905. a. On the Conditions Determining the Dispositon of the Chromatic Filaments and Chromosomes in Mitosis. Biol. Bull. Vol. 8.

—— 1905. b. The Physiology of Cell-Division. I. Experiments on the Conditions Determining the Distribution of Chromatic Matter in Mitosis. Amer. Journ. of Physiol.

Marcus, H. 1906. Ei- und Samenreife bei Ascaris canis (Werner) (Asc. mystax). Arch. mikr. Anat. Bd. 68.

Mattiesen, E. 1904. Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocoelen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 77.

Mc. Clung, C. E. 1902. The spermatocyte divisions of the Acrididae. Bull. Univ. Kansas.

Meves, Fr. 1907. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene, nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. mikr. Anat. Bd. 70.

Schäfer, Fr. 1907. Spermatogenese von Dytiscus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. 23.

Schreiner, A. 1906. Om chromatinmodningen i sexualcellerne. Nyt. Mag. f. Nat. vidensk. Bd. 44.

Schreiner, A. und K. E. 1905. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. Arch. de Biol. T. 21.

—— 1906. a. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Tomopteris onisciformis. Arch. de Biol. T. 22.

—— 1906. b. Neue Studien. II. Die Reifung der männl. Geschlechtszellen von Salamandra maculosa, Spinax niger und Myxine glutinosa. Arch. de Biol. T. 22.

—— 1907. Neue Studien. IV. Die Reifung der Geschlechtszellen von Enteroxenos östergreni Bonn. Vidensk. Selsk. Skr. I. Math. Naturw. Kl. 1907.

—— 1908. Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? Erwiderung an die Herren Fick, Goldschmidt und Meves. Vidensk. Selsk. Skr. I. Math. Naturw. Kl. 1908.

Sutton, W. S. 1902. On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna. Biol. Bull. Vol. 4.

—— 1903. The chromosomes in heredity. Biol. Bull. Vol. 4.

Tischler, G. 1908. Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

Tretjakoff, D. 1905. Die Bildung der Richtungskörperchen in den Eiern von Ascaris megal. Arch. mikr. Anat. Bd. 65.

Vejdovsky, F. und Mrazek, A. 1903. Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung. Nach den Untersuchungen am Rhynchelmis-Eie. Arch. mikr. Anat. Bd. 62.

—— 1907. Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Kgl. Böhm. Ges. Wiss. Prag.

Wilson, E. B., 1892. The Cell-Lineage of Nereis. Journ. of Morphol. Vol. 6.

Tafelerklärung.

Sämtliche Abbildungen (mit Ausnahme von Figg. 90, 108, 120—123) der Taf. XIII—XIX sind mit Zeiss Apochr. Immers. 1,5 mm. Br. w. und Oc. 12 auf Tischhöhe (Vergr. ca. 3500 : 1) ausgeführt worden.

Tafel XIII—XVII.

Reifung und Furchung von *Nereis limbata.*

Tafel XIII. Erste Reifungsteilung.

Fig. 1—3. Verschiedene Chromosomenformen aus dem Keimbläschen.

Fig. 4—5. Chromosomenformen der späten Prophase.

Fig. 6—11. Metaphasenstrukturen der Chromosomen.

Fig. 12. Sämtliche Chromosomen einer Anaphase der ersten Reifungsteilung.

Fig. 13. Schwesterchromosomen, in welchen die verfrühte Längsteilung der zweiten Reifungsteilung sichtbar ist.

Fig. 14. Telophase der ersten Reifungsteilung.

Tafel XIV. Zweite Reifungsteilung.

Fig. 15—21. Prophasenstrukturen.

Fig. 22—26. Metaphasenstrukturen.

Fig. 27—29. Anaphasenstrukturen.

Fig. 30—35. Entwicklung der Karyomeren.

Tafel XV. Furchungsteilungen.

Fig. 36. Einer der beiden Vorkerne in der Prophase.

Fig. 37—40. Aufeinanderfolgende Stadien der Prophase der ersten Furchungsteilung. Sämtliche Chromosomen sind noch kreuzförmig.

Fig. 41—44. Die Prophasenkreuze werden in V-förmige Chromosomen umgebildet.

Fig. 45—47. Metaphasenstrukturen der ersten Furchungsteilung.

Fig. 48—49. Anaphasen der ersten Furchungsteilung.

Fig. 50. Verjüngung der Chromosomen in der Telophase.

Fig. 51—52. Prophasenkreuze der dritten Furchungsteilung.

Tafel XVI. Chromatinstrukturen der Furchungskerne.

Fig. 53. Die beiden Tochterplatten einer Furchungsteilung, mit starker Annäherung der Arme der V-förmigen Tochterchromosomen.

Fig. 54 *a*—*b*. Erster Anfang der Karyomerenbildung.

Fig. 55—57. Aufeinanderfolgende Stadien der Entwicklung der Karyomeren.

Fig. 58—59. Zwei Schwesterkerne in oberflächlicher Ansicht. Die Chromatinfädchen sind unter sich durch Anastomosen verbunden.

Fig. 60—61. Prophase einer Furchungsteilung. Die Chromosomen haben ihre ursprüngliche Lage behalten.

Fig. 62—64. Querschnitte der Tochterplatten auf drei aufeinanderfolgenden Stadien der Telophase.

Fig. 65—66. Furchungskerne in der Prophase. In Fig. 65 ist der Kern von seiner äquatorialen Seite (mit Rücksicht auf die vorhergehende Mitose) gesehen; in Fig. 66 ist eine oberflächliche Scheibe der polaren Seite dargestellt.

Tafel XVII. Spätere Furchungsteilungen der großen *Nereis*-Eier.

Fig. 67—72. Die aufeinanderfolgenden Phasen einer Furchungsteilung ca. 7 Stunden nach der Befruchtung.

Fig. 73—80. Furchungsteilung ca. 11 Stunden nach der Befruchtung.

Fig. 81—89. Furchungsteilung ca. 15 Stunden nach der Befruchtung.

Tafel XVIII.

Reifung und Furchung von *Thalassema mellita*.

Fig. 90—98. Erste Reifungsteilung.

Fig. 90. Übersichtsbild der Prophase der ersten Reifungsteilung (Vergr. ca. 1600 : 1).

Fig. 90—93. Chromosomen aus der späten Prophase.

Fig. 94—96. Metaphasenstrukturen der Chromosomen.

Fig. 97—98. Anaphasenstrukturen.

Fig. 99—107. Zweite Reifungsteilung.

Fig. 99—100. Prophase. In Fig. 100*a*—*b* sind sämtliche Chromosomen einer Zelle aus zwei Schnitten zusammengestellt.

Fig. 101—104. Metaphasenstrukturen.

Fig. 105*a*—*b*. Die beiden Tochterplatten einer Anaphase der zweiten Reifungsteilung.

Fig. 106. Anaphase der zweiten Reifungsteilung mit Längsspaltung der Tochterchromosomen.

Fig. 107. Junge Karyomeren.

Fig. 108—119. Erste Furchungsteilung.

Fig. 108. Vorkern mit Prophasenkreuzen (Vergr. ca. 1600 : 1).

Fig. 109—110. Prophasenkreuze an der Spindel befestigt.

Fig. 111—114. Chromosomen aus der späten Prophase.

Fig. 115—116. Metaphasenstrukturen.

Fig. 117. Anaphase.

Fig. 118—119. Karyomerenbildung.

Tafel XIX.

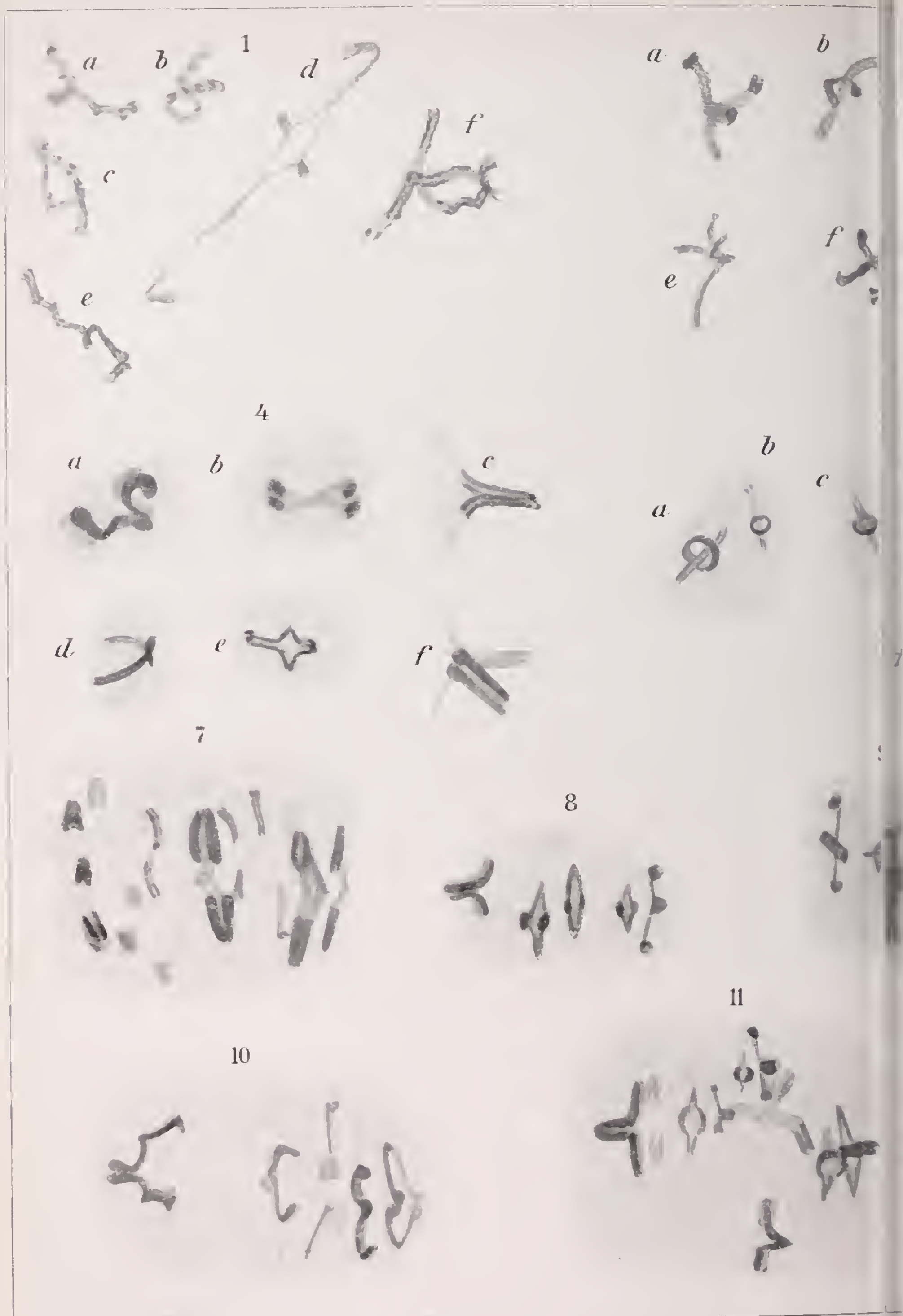
Aus der Furchung von *Cerebratulus lacteus*.

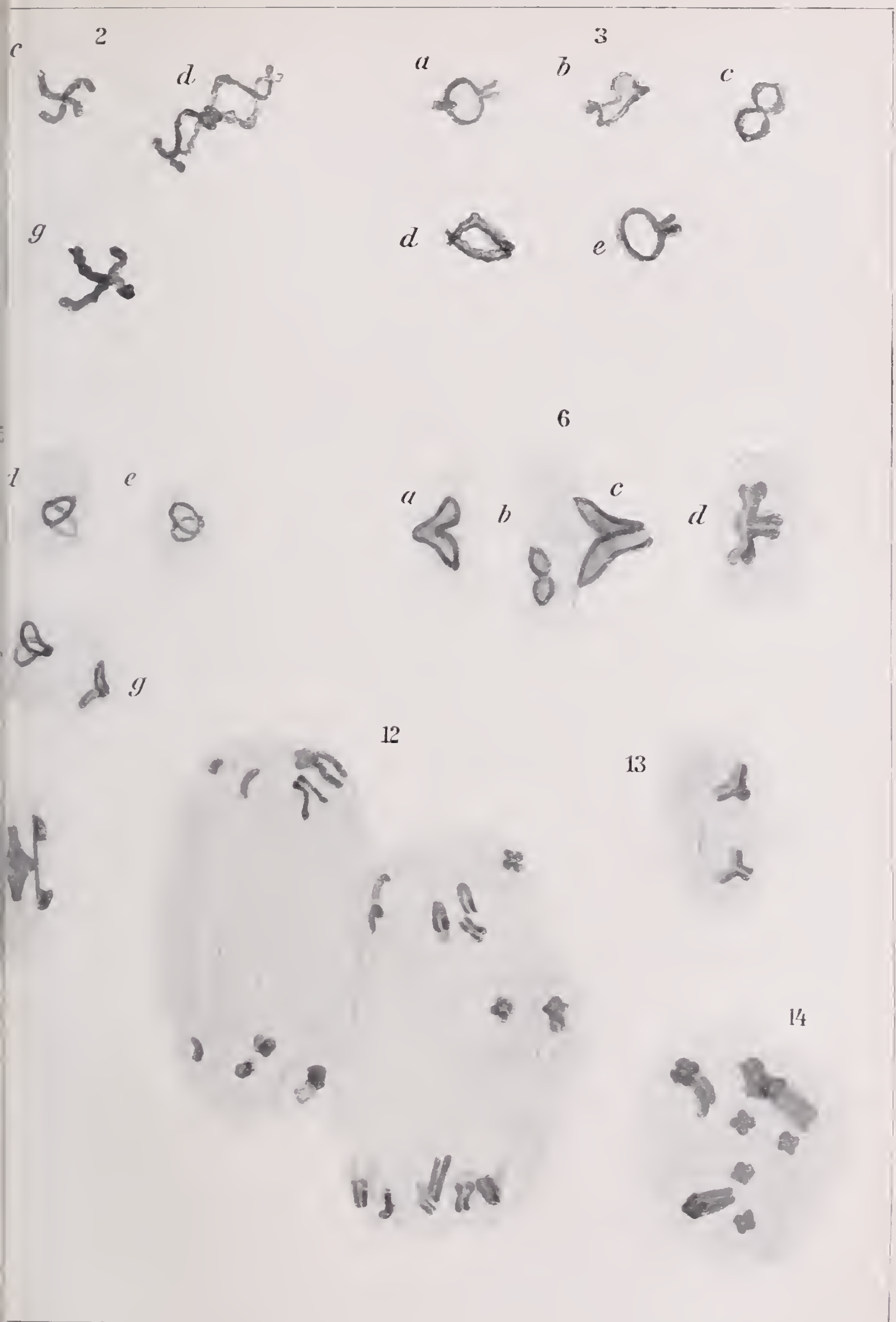
Fig. 120—123. (Vergr. ca. 1600 : 1) Auflösung der Furchungskerne; Fig. 120 — $2^1/_4$ St., Fig. 121 — $3^1/_4$ St., Fig. 122 — 4 St. und Fig. 123 — $6^1/_2$ St. nach der Befruchtung.

Fig. 124. Anaphase einer Furchungsteilung.

Fig. 125. Querschnitt einer Tochterplatte in der späten Anaphase.

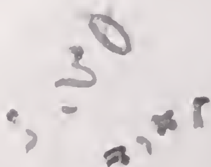
Fig. 126—129. Verjüngung der Chromosomen; Karyomeren- und Kernbildung.


1
a
b
d
f
c
e
a
b
e
f
4
a
b
c
d
e
f
b
a
c
7
8
10
11

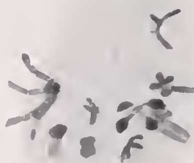


elmann in Leipzig.

15



16



17



21



22



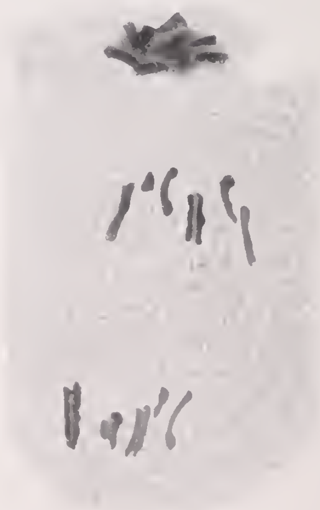
23



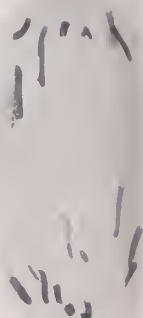
27



28



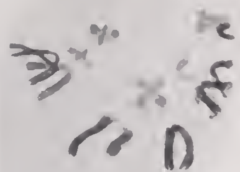
29



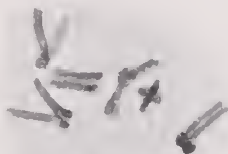
Bonnevie.

Verlag von Willh

18



19



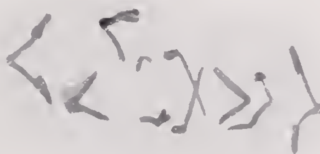
20



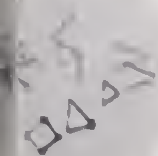
26



25



24



30



31



32



34



35

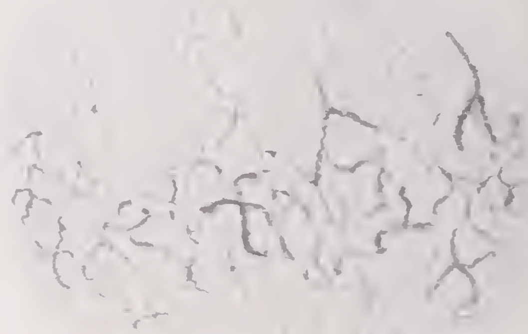


ıgelmann in Leipzig.

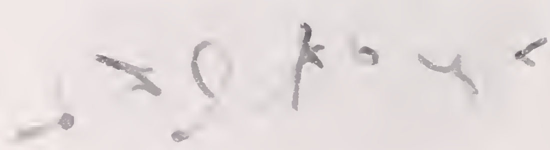
36



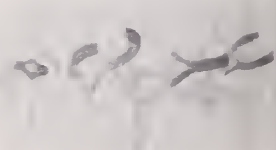
37



44



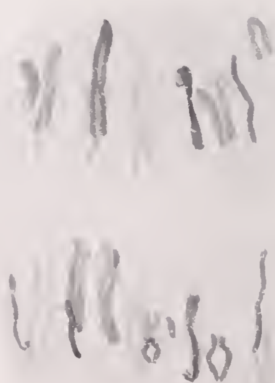
45



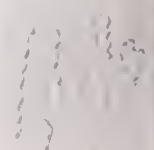
48



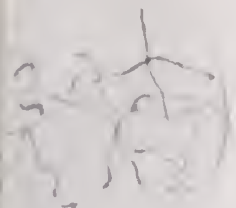
49



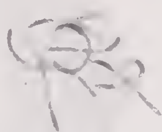
50



38



39



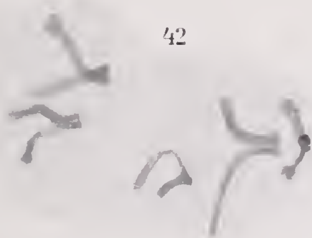
40



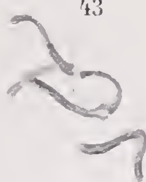
41



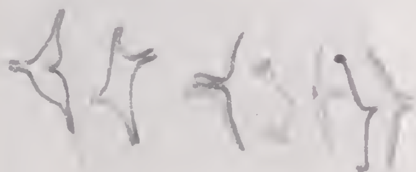
42



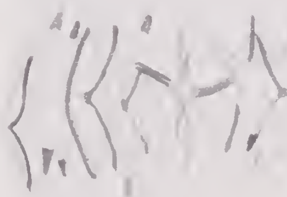
43



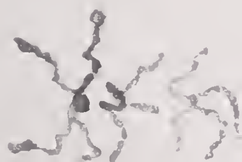
46



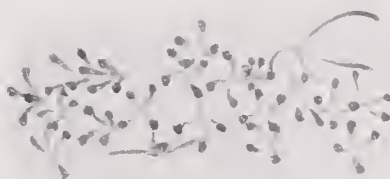
47



51

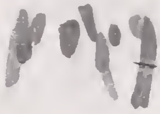


52

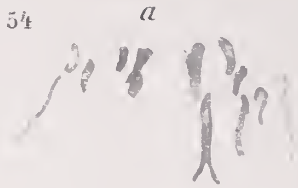


…elmann in Leipzig.

53



54 *a*



b

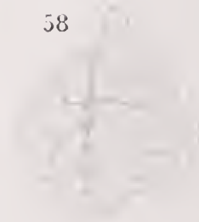


c

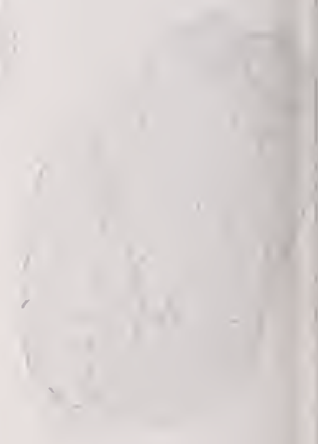




58



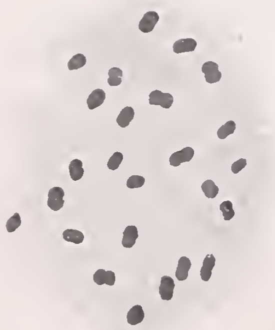
59



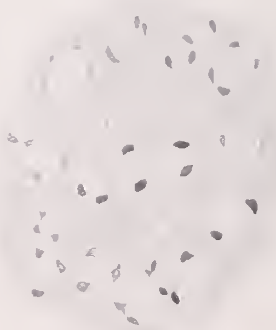
57



62



63



64



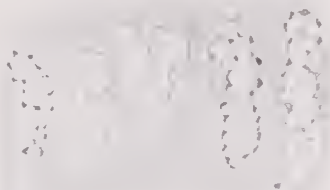
Bonnevie.

Verlag von Wilhel E

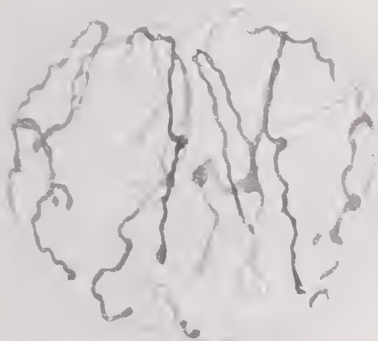
55



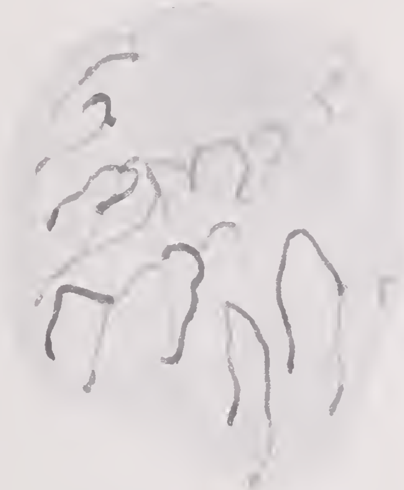
56



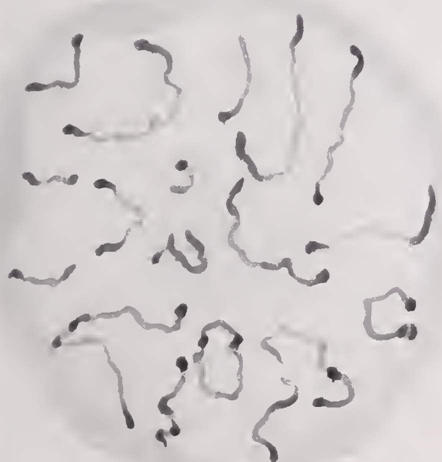
60



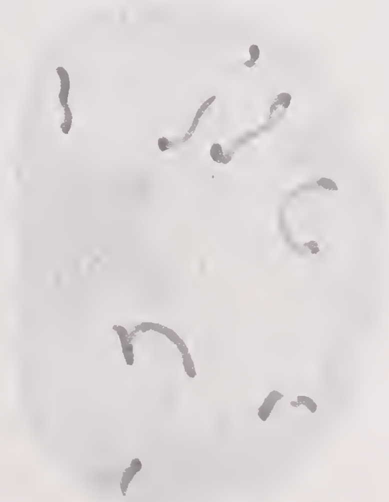
61



65

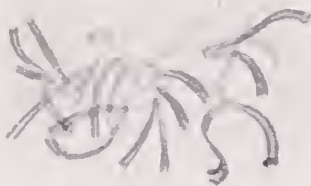


66

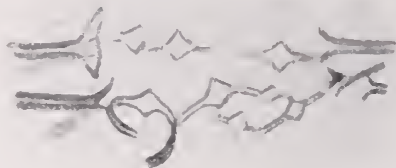


mann in Leipzig.

67

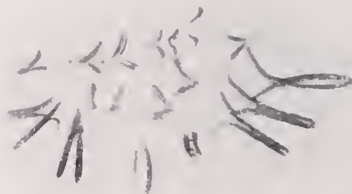


68

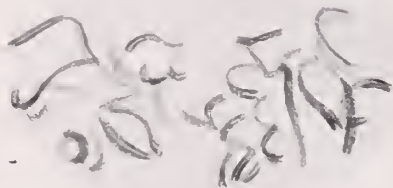




74



73



75



77



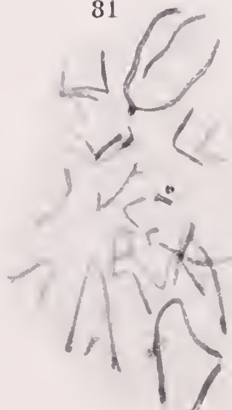
82



84



81



83

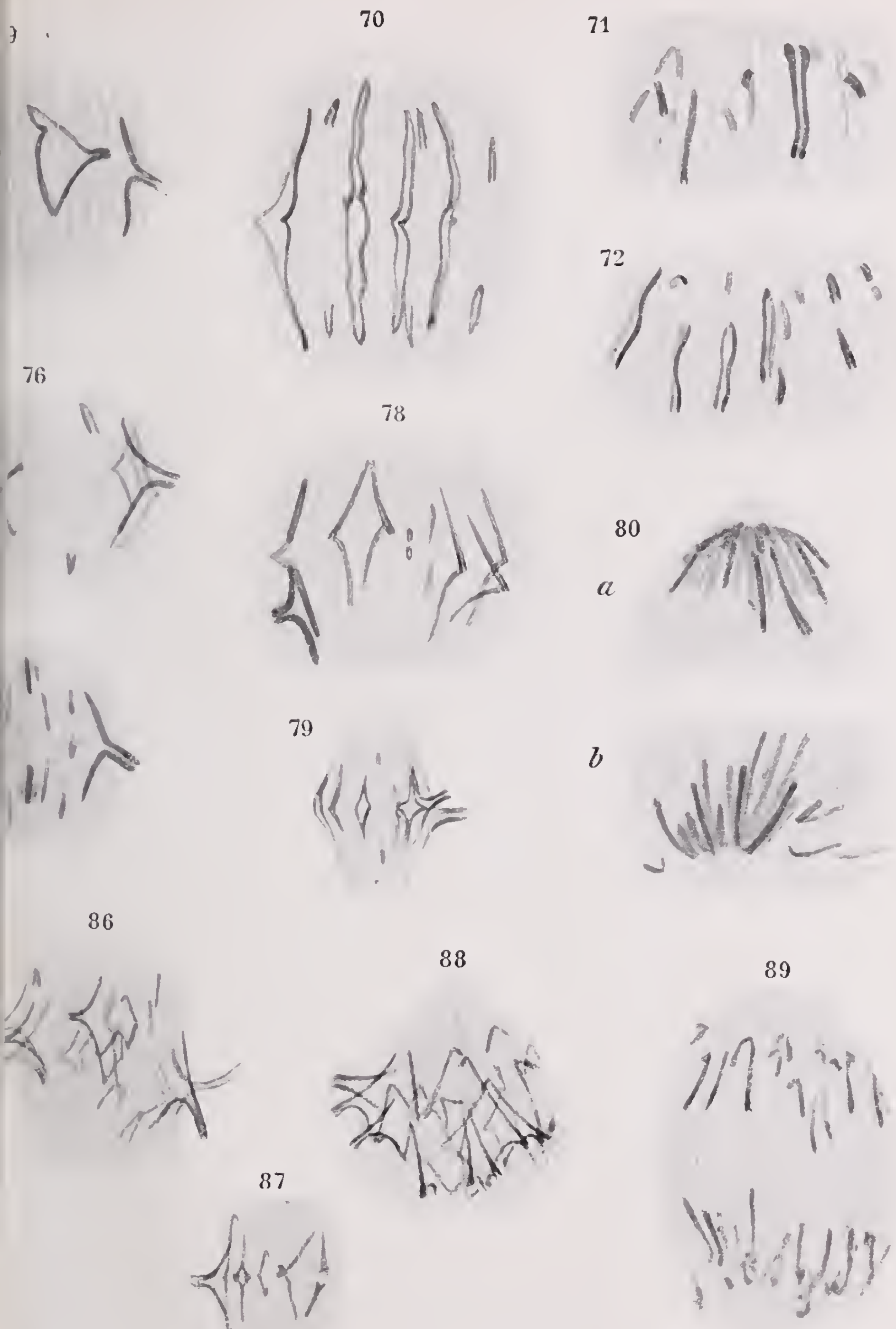


85



Bonnevie.

Verlag von Wilh[...]



gelmann in Leipzig.

90 91 92 95 93 94

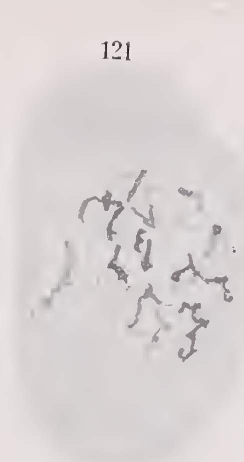
a 100 *b* 101 99 102

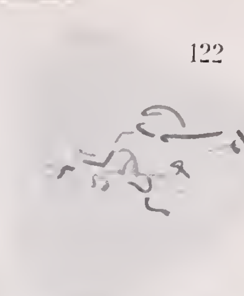
108 109 111 114 112 110 117 113

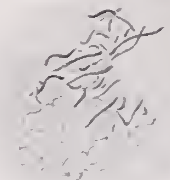


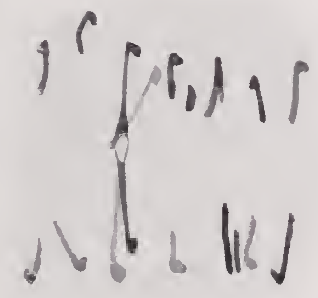
elmann in Leipzig.


120

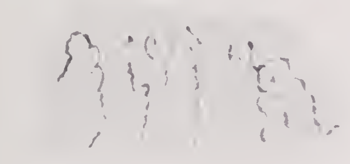

121


122


123

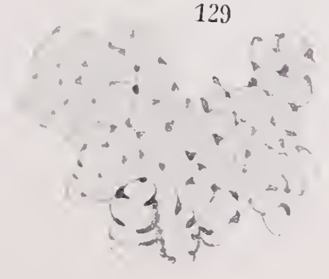

124


125


126


127


128


129

Bonnevie.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Untersuchungen über die Eibildung bei Nephelis vulgaris Moquin Tandon (Herpobdella atomaria Carena).

Von

Max Jörgensen.
(Aus dem Zoologischen Institut Heidelberg.)

Hierzu Tafel XX—XXIII und 4 Textfiguren.

Material und Methoden.

Das Material für die vorliegenden Untersuchungen über die Eibildung bei *Nephelis vulgaris* (Moqu. Tand.) wurde in den Monaten April und Mai dem Neckar in Heidelberg entnommen. Ist die Laichzeit von *Nephelis* schon beschränkt, indem bereits Ende Juni ein Stillstand in der Coconproduktion eintritt, so ist die für die Untersuchung der Eibildung günstige Zeit noch weit beschränkter. Alle vom 20. Mai ab konservierten Tiere erwiesen sich für diese Untersuchung unbrauchbar, da bei vorgerückter Laichzeit die Degeneration des Eikolbens so weit fortgeschritten ist, daß er nicht mehr zu Untersuchungen über die Eibildung tauglich erscheint. Es werden nur die etwas älteren Eier ausgereift und abgelaicht. Das gleiche fand auch Leydig (89), der seine Untersuchungen über *Nephelis* im Mai anstellte. Er schreibt: »Bei Tieren, welche ich gegen Ende Juli zergliederte, waren, wie bei andren Hirudineen um diese Zeit, die Fortpflanzungswerkzeuge in der Rückbildung begriffen, und ihr Aussehen erschien daher als ein von dem bisherigen verschiedenes. Die Keimstränge, schon fürs freie Auge weißer als sonst, zeigen zahlreiche Fettkörnchen, in den Eikeimen so gut wie in den größeren Eiern. Bei letzteren hatte sich der Dotter zusammengezogen und war von einem gewissen wachsartigen Aussehen; das Keimbläschen konnte nicht mehr wahrgenommen werden«. — Bei den Konservierungsversuchen

stellte es sich heraus, daß man es mit einem sehr schwer konservierbaren Material zu tun hatte. Von den angewandten Fixierungsflüssigkeiten lieferten ungenügende Resultate: Sublimat. ZENKERsche Flüssigkeit, Pikrinessig und -schwefelsäure, Chromessigsäure, MÜLLERsche, ja sogar FLEMMINGsche Flüssigkeit. Als brauchbar erwiesen sich nur 1. Sublimat mit 5—20 % Eisessig: und zwar wurden bei 5 % Eisessigzusatz die Oogonien am besten konserviert. Dabei schrumpften aber die Kerne der Oocyten, so daß zu deren Darstellung die Eisessigkonzentration auf 20 % erhöht werden mußte. 2. Ganz spezifische Resultate erhielt ich mit HERRMANNscher Flüssigkeit, indem bei dieser Konservierung Faserwerke innerhalb des Eikolbens hervortraten, die sonst bei keiner andern Konservierungsmethode so distinkt dargestellt werden konnten. Beide Fixierungsflüssigkeiten wurden auf 60° erwärmt angewendet.

Die Tiere wurden am Kopf und dem hinteren Ende befestigt und hierauf vom Rücken her die Ovarien freigelegt. Der die Ovarien enthaltende Teil des Tieres wurde dann auf einer dünnen Korkscheibe mit Igelstacheln befestigt, Kopf und hinteres Ende des Tieres abgeschnitten, worauf das so isolierte Stück mit den freigelegten Ovarien augenblicklich in die bereitgehaltene erwärmte Fixierungsflüssigkeit gebracht wurde. Das Freilegen der Ovarien ist trotz der präparatorischen Schwierigkeit, indem man die Ovarien bei der Zartheit der Gewebe sehr leicht anschneiden kann, unbedingt notwendig, besonders bei HERRMANNscher Konservierung, da sonst die Ovarien ungleichmäßig fixiert werden.

Nach LEYDIGS (89) Angabe habe ich auch freie Eistränge lebend und fixiert untersucht, jedoch mit weit geringerem Erfolg als mit der eben angegebenen Methode.

Auf gleiche Schwierigkeiten stieß ich bei den Färbungsversuchen, indem sich von zahlreichen angewendeten Farben und Methoden wie: Safranin, Säurefuchsin, Mallori, Hämalaun, FLEMMINGsches Dreifarbengemisch, Magenta — Indigokarmin, nur DELAFIELDS Hämatoxylin, Boraxkarmin — BLOCHMANN und HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin bewährten. Bei der Untersuchung der Oogonien wurden die mit Boraxkarmin — BLOCHMANN gefärbten Präparate verwendet, da sie distinkte Farbenunterschiede im Nucleolus und Protoplasma hervortreten ließen. Bei der Untersuchung des Oocytenkernes mußte jedoch auch von dieser Färbung sowie von DELAFIELDS Hämatoxylin Abstand genommen werden, da sie das Chromatin, das zeitweilig in äußerst feiner Verteilung im stark färbbaren Kern suspendiert ist, nicht distinkt genug

darzustellen imstande waren. Hier bewährte sich als unübertreffliches Färbungsmittel HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin, indem es sowohl die komplizierten und an der Grenze der Sichtbarkeit liegenden Chromatinstrukturen im Oocytenkern bei weitem klarer als alle andern Farben darstellte, als auch im Protoplasma auftretende, zum Centrosom in Beziehung gelangende Protoplasmaschollen genügend von dem übrigen Protoplasma differenzierte.

Die Untersuchung wurde an 5 μ dicken Schnitten vorgenommen.

I. Ovarium und Eistränge.

Die paarigen, im vorderen Drittel des Tieres liegenden Ovarien (Fig. 1, Taf. XX) bestehen aus zwei blind endenden Schläuchen, die von ihren Mündungsstellen (M) nach dem Hinterende des Tieres ziehen, in halber Länge einen scharfen Knick machen und nach vorn umbiegen, so daß ihre blinden Enden in gleicher Höhe mit den Anfangsenden zu liegen kommen. Meist sind die so entstehenden beiden Schenkel jeder Ovarialröhre einmal umeinandergeschlungen. Die Ovarialröhren besitzen eine mehrschichtige muskulöse Wand, deren Beschreibung JJIMA (82) gegeben hat. Jeder Ovarialschlauch enthält neben drei bis fünf Eisträngen, den Produktionsstätten der Eier, noch ein von JJIMA als Germogen bezeichnetes Gewebe. Dieses soll, indem es sich von der Ovarialwand ablöst, neue Eistränge bilden. Ich halte aber die von JJIMA gegebenen Figuren, die diese Ablösung zeigen sollten, keineswegs für beweisend. Bei den von ihm angewendeten Konservierungsmethoden (Chromsäure und Pikrinschwefelsäure) wurde noch nicht einmal das den Eistrang umhüllende und ihn nach außen abschließende Gewebe, von dessen Wichtigkeit weiterhin die Rede sein wird, dargestellt. Sonach wäre die Frage nach der Entstehung der Eistränge bei *Nephelis*, wie ja auch bei allen übrigen Hirudineen, immer noch offen und ungelöst.

Nach der Angabe JJIMAS sind die in dem Ovarialschlauch in Drei- bis Fünfzahl vorhandenen Eistränge keulenförmige Körper von 2,5—4,8 mm Länge und 0,35—0,50 mm Breite. Wie Abbildung 2, Taf. XX, zeigt, lassen sich an diesem Eistrang fünf Zonen unterscheiden. Der Platzersparnis wegen wurde für diese Zeichnung ein kurzer Eistrang gewählt, in welchem man alle Regionen unterscheiden kann. Bei vielen Eisträngen ist nämlich diese oder jene Zone besonders verlängert, während andere Zonen nicht so deutlich hervortreten. So wird natürlich zu Beginn des Frühlings, wenn die Tiere noch nicht

laichreif sind, die Zone der Oogonien größer und ausgedehnter sein als die Zone der reifen Eier, die erst während der Laichzeit ihre größte Ausdehnung erhält.

1. Zone.

Im Anfangsteil des Eistrangs findet sich das Oogonienlager (Fig. 2, Taf. XX, 1. Z). Ausdrücklich möchte ich betonen, daß bereits hier die Oogonien völlig voneinander getrennte Zellen darstellen, die bei Sublimateisessigkonservierung und Färbung mit Boraxkarmin—Blochmann eine deutliche Zellmembran zeigen, die auch an Hämatoxylinpräparaten nach Delafield sichtbar ist (Fig. 9, Taf. XXI).

a) Zwischengewebe.

Die einzelnen Oogonien (oog) werden voneinander getrennt durch ein syncytiales Zwischengewebe (zg). Dieses schon von Leydig (89) beobachtete Zwischengewebe enthält zahlreiche, meist ovale Kerne, die bedeutend kleiner als die Oogonienkerne sind (zk). Das Zwischengewebe erscheint bei verschiedenen Fixationen etwas verschieden. So stellt es bei der erwähnten Fixation und Färbung ein grün gefärbtes, zusammenhängendes Netzwerk dar, in dessen Maschen die violett gefärbten Oogonien eingebettet sind (Fig. 9, Taf. XXI). Ferner erkennt man in ihm feine, stärker grün gefärbte Fasern. Bei der Konservierung mit Herrmannscher Flüssigkeit (Fig. 3, Taf. XX) heben sich die Oogonien (oog) weniger scharf vom Zwischengewebe (zg) ab als bei der Sublimateisessigfixation. Letzteres erscheint hier feinwabig und unterscheidet sich von den Oogonien (oog) nur durch seine hellere Färbung mit Eisenhämatoxylin. Ein großer Vorteil dieser Konservierung ist dagegen die deutliche Darstellung von faserartigen Differenzierungen innerhalb des Zwischengewebes, welche sich bei andrer Konservierung nicht annähernd in solcher Deutlichkeit und Klarheit hervorheben lassen.

b) Große Faserzelle.

Es findet sich nämlich nahe dem hinteren Ende des Eistrangs eine große Zelle (Z), die täuschend einer multipolaren Ganglienzelle gleicht (Fig. 3, Taf. XX, Z). Diese Zelle liegt im Oogonienlager innerhalb des Zwischengewebes (zg) und sendet starke Fasern nach allen Richtungen zwischen die Oogonien aus. Der in einen dichten Faserkorb eingesponnene Plasmakörper ist nur schwer wahrzunehmen als ein rundliches, undeutliches Gebilde. Klar tritt dagegen ihr großer Kern mit seinem Nucleolus hervor. Das die Zelle umspinnende Fasernetz

tritt dicht an sie heran, so daß die Zelle auf dem Querschnitt mehr durch das Aufhören ihrer Umspinnung als durch ihre eigene Färbbarkeit wahrzunehmen ist. Von diesem Faserkorb aus strahlen, annähernd in der transversalen Ebene des Eistranges, starke Fasern nach allen Richtungen zwischen die Oogonien aus. Diese Fasern entspringen mit mehreren dünnen Faserwurzeln aus dem Netzwerk des Faserkorbs. Die Hauptfasern, ungefähr 8—16 an Zahl, haben einen leicht schraubenförmigen Verlauf, ohne jedoch von der geraden Linie viel abzuweichen, da viele Fasern in ganzer Länge auf 5 μ dicken Schnitten getroffen sind. So ist die Abbildung 3, Taf. XX, die sämtliche Fasern einer Faserzelle darstellt, aus nur drei 5 μ dicken Schnitten kombiniert. Die Deutlichkeit der Fasern wurde auf der Zeichnung keineswegs übertrieben. Der Einfachheit halber habe ich nur eine Lage Oogonien, statt zwei bis drei solcher übereinander gezeichnet. Im Innern der Hauptfasern bemerkt man öfters einen helleren »Achsenstrang«; doch bin ich nicht sicher, ob wir es hier nicht nur mit einem Färbungsphänomen zu tun haben. Von den Hauptfasern zweigen sich sekundäre Fasern ab, meist mit einer, nur selten mit zwei Ursprungsstellen. An diesen Abzweigungen können sich auch Anastomosen der einzelnen Fasern finden. Diese sekundären Fasern werden immer dünner und dünner und erstrecken sich bis zu einer Länge von 100 μ durch den Eistrang, bleiben dabei aber auf das Oogonienlager beschränkt. Sie werden schließlich so fein, daß sie eben noch bei 2250facher Vergrößerung als spinnwebdünne Fädchen, zwischen den Oogonien hinziehend, angetroffen werden. Die nach dem hinteren Ende und nach den Seiten des Eistranges ausstrahlenden Haupt- und Nebenfasern lassen sich bis an das den Eistrang umhüllende Gewebe verfolgen, wo sie sich geflechtartig aufteilen (Fig. 3, Taf. XX, oben). Ein Übergang in das Hüllgewebe konnte nicht festgestellt werden.

Außer dieser einen großen Faserzelle im Anfangsteil des Eistranges und den von ihr ausgehenden Fasern finden sich aber noch zahlreiche feinere Fasern in dem Zwischengewebe. Jedoch erscheint die Faserbildung im Oogonienlager vollkommen von der großen Faserbildungszelle beherrscht. Die Ursprungsstellen der daneben vorkommenden feineren Fasern sind meist sehr schwer festzustellen. Es finden sich aber in ihrem Verlauf (Figg. 4*a* und 4*b*, Taf. XX) Zwischenzellkerne, die es wahrscheinlich machen, daß die Fasern das Produkt besonderer Faserbildungszellen sind. Auf späteren Stadien können die Kerne dieser Bildungszellen ganz degenerieren und er-

scheinen dann als eine Verdickung der von ihnen gebildeten Fasern. Die Fasern der abgebildeten kleineren Faserbildungszellen verlaufen in der Längsachse des Eistrangs.

Ein ganz andres Bild der Faserzellen erhalten wir bei unsrer zweiten Methode: Fixierung Sublimat-Eisessig, Färbung Boraxkarmin-Blochmann. Das grün gefärbte Zwischengewebe (zg) weist in diesem Fall nur undeutliche Fasern auf, die sich durch ihre intensivere Färbung verraten (Fig. 9, Taf. XXI zg). Eine große Faserzelle, die das Centrum von ausstrahlenden Fasern darstellte, ließ sich nicht auffinden. Bei genauer Durchsuchung der Serien bemerkt man auf gewissen Schnitten in dem Zwischengewebe (zg) einen Kern (K), der etwas größer ist als die Oogonienkerne, umgeben von reichlichem Zwischengewebe. Diese Partie des Zwischengewebes mit ihrem großen Kern unterscheidet sich nur durch ihren ansehnlicheren Umfang von dem übrigen Zwischengewebe, mit dem sie nach allen Seiten hin in Verbindung steht. Unzweifelhaft ist diese Partie mit dem großen Kern identisch mit der großen Faserzelle, denn sie findet sich regelmäßig im Anfangsteil des Eistranges.

Diese große Faserzelle läßt sich vergleichen mit der zuerst von Verson (89, 94) im Hoden der Seidenraupe aufgefundenen »Versonschen Zelle« (nach Toyama 94), die dann weiterhin von Cholodkowsky bei Neuropteren (*Phryganea*), Hemipteren (*Syromastes*) und Dipteren (*Laphria*) beschrieben wurde.

Toyama (94) und v. la Valette St. George (97) beobachteten sie auch im Ovarium des Seidenspinners, und neuerdings hat Grünberg (03), der sie »Apicalzelle« nennt, ausführlich über ihre Entstehung und Funktion bei Lepidopteren berichtet.

Die Entstehung unsrer Faserzelle wurde nicht weiter verfolgt, da nur geschlechtsreife Tiere zur Untersuchung gelangten. Sie scheint — im Gegensatz zu der Versonschen Zelle bei Insekten, die nach v. la Valette St. George (97) und Grünberg (03) (im Widerspruch mit Toyama 94) aus Keimzellen entsteht — aus einer Zwischengewebszelle sich herzuleiten, indem der Kern einer solchen stark wächst (Fig. 9, Taf. XXI) und die auch bei andern Zwischenzellen auftretenden Fasern (Figg. 4*a* u. *b*, Taf. XX) besonders reichlich und stark ausgebildet werden. Interessant und auch für die Funktion der Faserzelle von Wichtigkeit ist der physiologische Unterschied zwischen den Versonschen (Apical-) Zellen der Hoden und Ovarien (Grünberg 03). »Während die Apicalzelle im Hoden und im Ovarium auf dieselbe Weise entsteht und auch auf den frühesten Stadien ihrer Anlage in

ihren wesentlichen Merkmalen ziemliche Übereinstimmung zeigt, ist ihr weiteres Verhalten bei beiden Geschlechtern ein durchaus verschiedenes. Im Hoden übernimmt die Apicalzelle die Ernährung der Spermatogonien.« — »Im Ovarium tritt sie zu den Keimzellen niemals in ähnliche Beziehung wie im Hoden, . . . sie ist als ein im wesentlichen funktionslos gewordenes Gebilde aufzufassen.« — »Der Grund, warum die Apicalzelle nur im Hoden in Funktion tritt, ist jedenfalls in der ganz verschiedenen Entwicklung der männlichen und weiblichen Keimelemente zu suchen. Die Spermatogonien entwickeln sich lediglich durch wiederholte Teilung zu den Spermatozoen, für welche möglichst geringe Körpermasse und leichte Beweglichkeit von höchster Bedeutung sind. Die männlichen Keimzellen bedürfen daher nur einer geringen Menge Nährsubstanz, mit welcher sie zweckmäßig vor Beginn der Differenzierung versehen werden. Um diese Funktion zu erfüllen, genügt eine große Nährzelle, die Apicalzelle, welche jedoch schon auf einem sehr frühen Stadium angelegt werden muß. . . .«

»Im Ovarium verläuft die Entwicklung ganz anders. Die weiblichen Geschlechtsprodukte, die Eier, werden mit einer großen Menge Nährsubstanz versehen und erreichen daher eine bedeutende Größe. . . . . . Es ist ganz unmöglich, daß eine so beträchtliche Menge Nährmaterial, wie im Hoden, von einer einzigen Zelle beschafft wird; es wird vielmehr für jede zur Entwicklung gelangende Eizelle eine größere Anzahl Nährzellen gebildet. Infolgedessen wird auch eine Versorgung der Oogonien mit Nährsubstanz überflüssig. Wenn wir trotzdem die Apicalzelle auch im Ovarium finden, so ist dies wohl dadurch zu erklären, daß sie auf einem sehr frühen Stadium angelegt wird, auf welchem Hoden und Ovarien nach ihren morphologischen Verhältnissen kaum zu unterscheiden sind und eine äußerlich erkennbare geschlechtliche Differenzierung der Keimelemente überhaupt noch nicht stattgefunden hat. Wie Hoden und Ovarien sich auf diesem Stadium in allen Stücken entsprechen (vgl. Figg. 1 und 18), so ist auch die Apicalzelle des Ovariums der Apicalzelle des Hodens vollkommen homolog. Erst durch den eigenartigen Entwicklungsgang der weiblichen Geschlechtsprodukte ist sie ganz oder fast ganz funktionslos geworden und infolgedessen rückgebildet.«

Ganz im Einklang mit diesen Auseinandersetzungen Grünbergs kann auch bei der großen Faserzelle von *Nephelis* von einer ernährenden Funktion keine Rede sein. Trotzdem ist sie keineswegs, wie im Insektenovar, als rudimentäres Organ aufzufassen,

sondern hat, wie ihre morphologische Differenzierung (Fig. 3, Taf. XX) zur Genüge zeigt, wichtige Aufgaben. So gibt sie dem Oogonienlager mit seinen zahlreichen Oogonien einen centralen Halt, damit bei den gelegentlichen Pressungen, die der ganze Eistrang während der Kontraktionen des Tieres von der Ovarialwand zu erleiden hat, die Oogonien nicht auseinanderfließen. Aus dem schraubenförmigen Verlauf der einzelnen Hauptfasern (Fig. 3, Taf. XX) kann man auf ein gewisses elastisches Vermögen dieser Fasern schließen. Bei Zugwirkungen auf das Oogonienlager dehnen sie sich aus, um sich nach Beseitigung des Druckes infolge ihrer Elastizität wieder spiralig einzurollen und so dem Oogonienlager seine frühere Form wiederzugeben. Die gleiche Funktion darf man, neben andern, auch dem gemeinsamen Zwischengewebe und allen seinen fibrillären Differenzierungen zuschreiben.

Der äußere Bau der großen Faserzelle könnte auf den ersten Blick allerdings dazu verleiten, sie für eine multipolare Ganglienzelle zu halten. Aber abgesehen von obiger Auseinandersetzung schließen der gänzliche Mangel einer Verbindung der Faserzelle mit dem Nervensystem sowie ihre gleichmäßige Einordnung in das Zwischengewebe bei Boraxkarmin-Blochmannfärbung von vornherein eine derartige Deutung vollkommen aus.

c) Spongiosa.

Wie das gemeinsame Zwischengewebe mit seiner großen Faserzelle dem Oogonienlager einen inneren Halt bietet, so verleiht ein den ganzen Eistrang umhüllendes Gewebe ihm einen gewissen äußeren Halt. Der Eistrang ist nämlich, wie Fig. 2, Taf. XX (Sp), zeigt, in seiner ganzen Ausdehnung von einem syncytialen Gewebe umhüllt, das bei stärkerer Vergrößerung ein alveoläres Aussehen besitzt (Fig. 3, Taf. XX und Figg. 11 und 12, Taf. XXI [Sp]). Wegen dieser Beschaffenheit möchte ich dieses Hüllgewebe des Eistranges abkürzungshalber »Spongiosa« nennen. Die Spongiosa ist bei jugendlichen Tieren nur schwach ausgebildet (Fig. 9, Taf. XXI Sp), erreicht aber bei laichreifen Tieren die beträchtliche Dicke von 30 μ. Man kann an ihr drei Schichten unterscheiden (Fig. 12, Taf. XXI). Nach außen wird sie abgeschlossen von einer Grenzschicht (gs). Diese setzt sich zusammen aus kleinen Waben, deren Wände zwischen stärker gefärbten Bälkchen ausgespannt sind. Wegen der dichten Lagerung dieser Waben erscheint diese äußere Grenzschicht intensiver gefärbt. Hierauf folgt die Hauptlage, welche von drei bis vier ansehnlichen Vacuolen oder

Alveolen durchsetzt wird. Die dieses Gerüstwerk bildenden Plasmawände sind an ihren Kreuzungspunkten durch Anhäufungen feinwabigen Plasmas vereinigt. Wo die Wände dicker werden, bestehen sie aus feinwabigem Plasma. Eine besonders reichliche Anhäufung feinwabigen Plasmas findet sich in der Umgebung der Kerne, die sich meist in Zwei- bis Dreizahl beieinanderfinden.

Gegen den eigentlichen Eistrang wird die Spongiosa abgeschlossen von einer inneren Grenzschicht, die ebenso wie die äußere aus feinwabigem Plasma besteht. Im allgemeinen ist das Alveolenwerk dieser inneren Grenzschicht etwas gröber als das der äußeren. Das Wabenwerk der inneren Schicht geht über in das die Oogonien umgebende, syncytiale Zwischengewebe, so daß sich also ein direkter Zusammenhang findet zwischen der Spongiosa oder dem äußeren Syncytium und dem inneren Syncytium des Eistranges. Wie schon erwähnt, konnte dagegen ein Übertreten der Fasern der großen Faserzelle in die Spongiosa nicht festgestellt werden, wie denn überhaupt fibrilläre Differenzierungen in der Spongiosa fehlen. Der geschilderte Bau der Spongiosa bietet ein typisches Bild eines feinen Schaums mit eingestreuten gröberen Vacuolen.

Die Funktion der Spongiosa scheint mir eine doppelte zu sein. Einmal dient sie als Schutzhülle für den Eistrang, die bei den Kontraktionen des Tieres, die zu einer ganz bedeutenden Querschnittsverminderung führen, die Eistränge vor Druck schützt, indem sie vermöge ihres schaumig-alveolären Baus dem Druck besser widersteht als eine homogene flüssige Hülle. Vermöge seiner Spongiosa schmiegt sich der Eistrang geschmeidig der Ovarialwand an und paßt sich all ihren Faltungen und Biegungen leicht an. Diese Wirkung der Spongiosa beobachtet man leicht an Tieren, bei denen vom Rücken her die Ovarien freigelegt sind. Durch die Kontraktionen der in der Ovarialwand befindlichen Muskeln sowie durch die Kontraktionsversuche des Tieres selbst wandern die Eistränge in den Ovarialschläuchen auf und ab. Hindernisse für ihre Beweglichkeit bilden einmal das von Jjima (82) als Germogen bezeichnete, mit der Ovarialwand verwachsene Gewebe und dann die übrigen Eistränge. Bei diesen Gleitbewegungen der Eistränge spielt die Spongiosa eine ausgleichende Rolle, die einerseits die Gleitbewegung erleichtert und andrerseits die Eier vor Druck schützt. Außerdem aber gibt sie als Mantelschicht dem ganzen Eistrang einen äußeren Halt und entspricht so dem zwischen den Oogonien liegenden Zwischengewebe, das dem Oogonienlager einen inneren Zusammenhang verleiht. Eine solche

äußere, den ganzen Eistrang zusammenhaltende Hülle ist ja auch notwendig. Denn, wie wir noch sehen werden, treten zwischen den einzelnen Oocytenreihen Querspalten auf; außerdem findet sich in der Achse des Eistranges, in der Follikel- und Reifeizone, ein großer Degenerationsherd. Dadurch wird die Wirkung des Zwischengewebes, das in der Zone der Oogonien dem Eistrang einen inneren Halt verlieh, aufgehoben. Als Ersatz dafür tritt zwar eine faserige Differenzierung der erhaltengebliebenen syncytialen Reste ein, doch erscheint jedenfalls auch der von der Spongiosa bewirkte äußere Halt, besonders in der Region der Follikelbildung (Fig. 11, Taf. XXI), zum Zusammenhalt des ganzen Eistrangs nötig.

Der Eistrang ist nur in seinem Anfangsteil, dem Oogonienlager, dicht mit rundlichen und polygonal abgeplatteten, 10—12 μ großen Oogonien angefüllt. Hier trifft man nur vereinzelte Teilungen (Fig. 2, Taf. XX, links oben), durch welche die nach vorn rückenden Oogonien ergänzt werden.

2. Zone.

Außer den eben erwähnten, mehr gelegentlichen Teilungen im Anfangsteil des Eistranges findet auf der Grenze zwischen der ersten und zweiten Zone (Fig. 2, Taf. XX) eine zweite allgemeine Teilung statt. deren später zu besprechende Rekonstruktionsbilder die zweite Zone (2. Z.) beherrschen. Durch diese zweite Teilung werden die Oogonien zu jungen Oocyten. Sie besitzen in der zweiten Zone den für die Rekonstruktionsphasen charakteristischen bläschenförmigen Kern, an dessen Wand der Nucleolus mit dem gesamten Chromatin einseitig liegt (Figg. 10 u. 32, Taf. XXI). Gleichzeitig haben sich die früher regellos beieinanderliegenden Oogonien nach dieser zweiten Teilung in Querreihen angeordnet. Dabei sind zwischen den einzelnen Querreihen der jungen Oocyten Spalträume in dem Zwischengewebe aufgetreten (Fig. 10, Taf. XXI). Die sich im Zwischengewebe findenden Fasern verlaufen in derselben Richtung wie diese Spalträume, was am besten bei Herrmannscher Fixierung hervortritt. Durch diese Anordnung in Querreihen werden Gruppen von jungen Oocyten abgesondert, und diese Gruppen bilden die Vorstufe und das Ausgangsmaterial für die Follikel, welche für die dritte Zone charakteristisch sind.

3. Zone.

Die Bildung der Follikel verläuft ziemlich kompliziert, insofern als zwei Arten von Zellen daran teilnehmen: einmal die Oocyten selbst und dann das Syncytium mit seinen Kernen, in das die Oogonien und Oocyten eingebettet sind. Von diesen beiden Komponenten

kommen jedoch in der Hauptsache nur die Oocyten als Follikelbildner in Betracht, während die Vorgänge im Syncytium die Follikelbildung nur einleiten. Die in Querreihen angeordneten Oocyten werden nämlich gruppenweise durch innerhalb des Syncytiums auftretende faserige Differenzierungen und Spalträume sowie durch gelegentlich zwischen den einzelnen Gruppen auftretende Degenerationsherde abgesondert (Fig. 11, Taf. XXI, Follikel 1). Durch diese drei Prozesse entstehen quer angeordnete Gruppen von Oocyten, die dann ihrerseits das Ausgangsmaterial für den Follikelaufbau bilden, weshalb die Follikel auch meist eine längliche Gestalt haben. Wie der Follikel 1 der Fig. 11, Taf. XXI, die einen Teil der dritten Zone darstellt, zeigt, sind auch Zwischengewebskerne (zk) zwischen diese abgesonderten Oocyten eingestreut. Auch diese Kerne beteiligen sich an der Bildung der Follikel, jedoch kommen sie wegen ihrer geringen Größe nur wenig in Betracht. Außerdem ist auch ihr Protoplasma bereits zu Zwischengewebe differenziert. Immerhin können sie sich amitotisch vermehren, indem sich zuerst der Nucleolus durchschnürt und dann der in die Länge gezogene Kern in zwei Tochterkerne zerfällt. Durch ihre geringe Größe kann man diese Kerne auch auf späteren Stadien von den großen Follikelkernen unterscheiden (Fig. 11, Taf. XXI: Follikel 2, zk). Diese Zwischengewebskerne zeigen also innerhalb des Follikels einen Teilungsmodus, wie er im allgemeinen altersschwachen Kernen eigen ist.

Die gleiche amitotische Teilung, nur in großem Maße, weisen nun auch die zu Follikelkernen sich umbildenden Oocytenkerne auf. Wie Follikel 2 (Fig. 11, Taf. XXI) zeigt, verlieren die meisten der in dem abgesonderten Teil des Syncytiums gelegenen Oocyten ihre Zellgrenzen, indem ihr Protoplasma zusammenfließt. In der Regel behält nur eine Oocyte, die sich schon jetzt durch ihre besondere Größe auszeichnet, ihre Zellgrenzen. Die gemeinsame Protoplasmamasse der zusammengeflossenen Oocyten umgibt annähernd gleichmäßig diese junge Oocyte. Die weitere Entwicklung der so zu Follikelkernen gewordenen Oocytenkerne vollzieht sich nun auf zweierlei Weise, indem sie sich nämlich sowohl amitotisch wie mitotisch vermehren können. Fig. 11, Taf. XXI, zeigt uns den Verlauf der amitotischen Teilung der jungen Follikelkerne. In Follikel 2 sehen wir ihre Oberfläche sich einbuchten: der Nucleolus teilt sich in zwei bis vier und noch mehr Tochternucleolen (Follikel 3). Die Kernmembran schnürt sich um diese herum ein, und der beträchtlich gewachsene Kern zerfällt in soviel Einzelkerne, wie Nucleolen vorhanden sind

(Follikel 3 und 5). Außer der zum Reifei werdenden Oocyte kommen innerhalb junger Follikel auch noch nicht zu Follikelzellen umgewandelte Oocyten vor (Follikel 2). Diese verlieren später ebenfalls ihre Zellgrenzen und werden dann auch zu Follikelmasse. Hier und da kann man in dem gemeinsamen Follikelprotoplasma auch noch intakte Oocytenkerne wahrnehmen (Follikel 4 und 5). In den meisten Fällen enthalten die Follikel nur eine bleibende Oocyte; nur in wenigen Fällen wurden Follikel mit zwei ausgebildeten Eiern beobachtet. Die beschriebenen amitotischen Teilungen, welche man noch besser als Zerfall bezeichnen könnte, führen zu einer großen Vermehrung der Follikelkerne (Follikel 4 und 5), die schließen läßt, daß wir es hier mit Kernen zu tun haben, die dem Untergang geweiht sind oder zum mindesten sich in einem tiefen Depressionszustande befinden. Denn nach den Untersuchungen von Calkins und R. Hertwig stellt sich heraus (R. Hertwig 1908), »daß die Heranbildung einer Depression mit einer Zunahme der Kernsubstanz, mit einer Hyperchromasie der Zelle einhergeht, bei einkernigen Tieren mit einem Wachstum des Kernes, bei vielkernigen Tieren mit einer Steigerung der Kernzahl«.

Während dieser Wucherungsperiode der Follikelkerne umgibt das durch den Zusammenfluß der degenerierten Oocyten entstandene Follikelplasma annähernd gleichmäßig die bleibende Oocyte. Dieses bei Boraxkarmin-Blochmannfärbung violett tingierte, feinwabig gebaute Protoplasma, das vollkommen dem Eiprotoplasma gleicht — denn es ist ja durch den Zusammenfluß mehrerer Oocyten entstanden —, differenziert jetzt eine das Ei umschließende und eine den Follikel nach außen zu begrenzende Zone. Der gleichmäßig feinwabige Bau des Protoplasmas verliert sich an diesen beiden Grenzflächen, so daß sich dort eine grün gefärbte homogene Innen- und Außenzone des Follikels ausbildet (Follikel 6 und 7). Diese beiden Zonen treten besonders gut an nach Herrmann fixierten Präparaten hervor, bei denen man auch faserige Differenzierungen in ihrer homogenen Grundsubstanz erkennen kann. An solchen Präparaten läßt sich die innere homogene Zone meist direkt auf das syncytiale Gewebe, das ja alle Oocyten umgab, zurückführen. Indem um die bleibende Oocyte ein Mantel dieses syncytialen Gewebes erhaltenbleibt, entsteht die anfänglich erst dünne und dann stärker werdende innere homogene Zone. Auch die äußere Zone könnte man teilweise als ein Residuum des syncytialen Gewebes auffassen (Figg. 84—87, Taf. XXIII).

Bevor wir nun das weitere Schicksal der Follikelkerne und ihres

Protoplasmas verfolgen, müssen wir zurückgreifen, um den zweiten Entwicklungsmodus der Follikelkerne kennen zu lernen. In Fig. 84, Taf. XXIII, sehen wir, daß in dem jungen Follikel bereits ein Teil der Oocyten zusammengeflossen ist; die Nucleolen ihrer Kerne sind in mehrere Tochternucleolen zerfallen. Wir vermissen aber hier die unregelmäßigen Einbuchtungen der Kerne, wie sie der amitotischen Teilung vorauszugehen pflegen. Die Kerne nehmen zwar an Größe zu, und ihr Chromatin erhält jene für die Follikelkerne typische, feinkörnige Beschaffenheit, Durchschnürungen sind jedoch nicht zu beobachten. Wenn alle Oocyten zu einer gemeinsamen Protoplasmamasse um das bleibende Ei verschmolzen sind, so gehen alle diese Follikelkerne gleichzeitig in den Teilungszustand über. Die bei dem Zusammenfluß der einzelnen Oocyten in das gemeinsame Follikelplasma hineingelangten Centrosome bilden ihre Strahlung aus und setzen sich mit dem zu Äquatorialplatten angeordneten Chromatin in Verbindung (Figg. 88—90, Taf. XXIII). So entstehen drei- bis sieben-, ja achtpolige Spindeln, ähnlich den Spindeln, wie sie bei Polyspermie auftreten. Die Spindeln mit ungeraden Polen, wie z. B. die in Fig. 88 mit drei Polen, erklären sich, wie Fig. 88*a* zeigt, folgendermaßen: Diese vierpolige Spindel stellt den gemeinsamen Teilungszustand von zwei zusammengeflossenen Follikelzellen mit je zwei, also zusammen vier Tochtercentrosomen dar. Das Chromatin ist zu zwei bogenförmigen Äquatorialplatten angeordnet. Die beiden links gelegenen Centrosome liegen so nahe beieinander, daß ihr Anziehungsgebiet zusammenfällt. Die Spindeln mit ungeraden Polen erklären sich daher, wenigstens zum Teil, durch den Zusammenfall der Wirkungsgebiete zweier Centrosome. Die in Frage stehende mitotische Teilung machen die in einem Follikel vorhandenen Kerne meist alle zu gleicher Zeit durch. So findet sich in Fig. 89, Taf. XXIII, neben der unteren siebenpoligen Spindel auf einem andern Schnitt im oberen Teil des Follikels noch eine dreipolige Spindel. Ebenso zeigt Fig. 91, Taf. XXIII, zehn, ja mehr Äquatorialplatten in den einzelnen durch Reste des Zwischengewebes voneinander getrennten Follikelabschnitten. In Figg. 88 und 88*a* erkennt man die Biskuitform der sich teilenden Chromosome. Fig. 89 zeigt die auseinanderrückenden Tochterplatten und Fig. 90 den weiteren Verlauf der Teilung sowie die Rekonstruktion der Tochterkerne. In Fig. 89 sind drei Centrosome deutlich zu sehen. Sie erscheinen als schwarz gefärbte Punkte von einem scharf begrenzten, homogenen Hof umgeben, der sich wie eine Kapsel ausnimmt.

Die aus dieser Teilung hervorgegangenen Tochterkerne sind groß. bläschenförmig und besitzen mehrere Nucleolen. Auch auf diesem Stadium (Fig. 92, Taf. XXIII) unterscheidet sich das gemeinsame, undifferenzierte Follikelprotoplasma, in welchem die Follikelkerne liegen, von einer homogenen Innen- und Außenzone des Follikels. Während dieser Teilungsperiode hat der Kern der bleibenden Oocyte die später zu besprechenden Ringfiguren ausgebildet, wie sie auf Fig. 52, Taf. XXII, dargestellt sind. Es finden sich aber auch hier kleine zeitliche Differenzen, indem z. B. der in Fig. 90, Taf. XXIII, dargestellte Eikern schon die Rückbildung dieser Ringe aufweist.

Der Follikel ist nach abgelaufener Teilung seiner Kerne auf dem Höhepunkt der Entwicklung angelangt. Bevor wir aber die hierauf folgende Wachstumphase des Eies, die mit dem Schwinden des Follikelprotoplasmas Hand in Hand geht, betrachten, müssen wir eine andre, gleichfalls mit dem Eiwachstum zusammenhängende Erscheinung berühren. Die Figg. 85 u. 86 (Taf. XXIII) zeigen Follikel, in welchen die Ausbildung der Oocytenkerne zu Follikelkernen annähernd vollendet ist. Wir bemerken nun hier eine direkte Verbindung des Eiprotoplasmas mit dem gemeinsamen undifferenzierten Follikelprotoplasma, indem letzteres einen Fortsatz in das Eiprotoplasma hineinsendet, wodurch die die Eizelle umschließende homogene Innenzone an einer Stelle durchlöchert erscheint. Es gewinnt daher den Anschein, als ob direkt Protoplasma aus dem Follikel in das Ei überströmte oder doch dessen Ernährung beförderte. Die Durchbruchsstelle der homogenen Innenzone weist bei Hämatoxylinfärbung nach Heidenhain eine schwarze, trichterförmige Begrenzung auf. Dieses eigentümliche Verhalten konnte nur an einigen Eiern festgestellt werden.

Das Hauptwachstum des Eies beginnt mit dem in Fig. 92, Taf. XXIII, abgebildeten Stadium und erreicht seinen Höhepunkt während der im Oocytenkern vor sich gehenden Chromatinzerstäubung. Im Laufe dieses Eiwachstums verschwindet allmählich das mittlere, wabige Follikelplasma, das jedenfalls zur Ernährung des Eies aufgebraucht wird. Gleichzeitig werden die Follikelkerne kleiner, und ihre zahlreichen Nucleolen zerfallen; die Kerne sind dem immer spärlicher werdenden wabigen Follikelplasma noch eingelagert (Fig. 93, Taf. XXIII). Schließlich schwindet dieses ganz, so daß sich die innere und die äußere homogene Zone zu einer gemeinsamen Follikelwand vereinigen (Figg. 93 rechts u. 102, Taf. XXIII), in der sich nur noch spärliche Reste wabigen Protoplasmas um die langgestreckten Follikelkerne finden.

Wie die vorhergehende Schilderung ergibt, können wir in der Entwicklung der Eifollikel drei Perioden unterscheiden. Die erste Periode umfaßt die Bildung des Follikels. Durch nähere Zusammenlagerung mehrerer Oocyten und Zwichenzellen, ein Vorgang, der schon durch die Anordnung der Oocyten in Querreihen vorbereitet wird, entstehen Zellgruppen, die durch faserige Differenzierung innerhalb des syncytialen Zwischengewebes und durch in diesem Gewebe auftretende Degenerationsprozesse der zwischen den einzelnen Gruppen liegenden Oocyten abgegrenzt werden. Die zu Gruppen vereinigten Oocyten verlieren dann, mit Ausnahme einer einzigen, ihre Zellgrenzen, indem sie sich zu einem gemeinsamen Protoplasmahof, dem Follikel, um das bleibende Ei vereinigen. Hierauf folgt die Periode der Vermehrung der so entstandenen Follikelkerne. Die innerhalb des gemeinsamen Follikelplasmas gelegenen Kerne können sich entweder amitotisch vermehren durch zahlreiche Durchschnürungen, oder mitotisch durch vielpolige Spindeln. Hieran schließt sich die dritte Periode, in welcher der Follikel seine eigentliche Funktion, die Ernährung und den Schutz des Eies, ausübt. Zur Ernährung des Eies dient das wabige Plasma der Follikelwand, das allmählich schwindet; zum Schutz dienen anfangs die beiden homogenen Zonen, die später zu einer gemeinsamen Hülle um das Ei verschmelzen. (Fig. 102, Taf. XXIII).

4. Zone.

Während der im letzten Abschnitt geschilderten Periode sind die Eier in die Wachstums- und Reifungszone, die sich schwer auseinanderhalten lassen und deshalb gemeinsam betrachtet werden sollen, gelangt. Wie die Übersichtsbilder Fig. 2, Taf. XX, u. Fig. 11, Taf. XXI, zeigen, finden sich die Follikel nur an der Oberfläche des Eistranges. Das ganze im Centrum gelegene Gewebe bildet einen großen Degenerationsherd, in welchem die central gelegenen Oocyten degenerieren. Der Eistrang wird zusammengehalten von dem Zwischengewebe, das nach und nach seine frühere netzartige Beschaffenheit verliert und einen mehr faserigen Charakter annimmt. Die periphere Lagerung der Follikel tritt besonders deutlich an Querschnitten durch diese Region hervor (Fig. 7, Taf. XX, f.). Der Degenerationsprozeß setzt sich in gleichem Maße in die Wachstums- und Reifungszone fort, indem, wie Figg. 2 u. 8, Taf. XX, zeigen, sowohl die Achse des Eistrangs als auch die zwischen den einzelnen großen Follikeln liegenden Partien degenerieren. Die wachsenden und reifenden Eier liegen daher an der Oberfläche des Eistrangs, sie

leicht hervorwölbend. Auf Fig. 2, Taf. XXI (Zone 4), sind auch einige besonders tief in den Eistrang hineinragende Follikel angeschnitten, die den großen axialen Degenerationsherd durchbrechen.

Auf der Grenze zwischen der Spongiosa und den Follikeln findet sich ein Fibrillensystem, das in ähnlicher Weise wie die Spongiosa dem Eistrang einen gewissen äußeren Halt verleiht (Fig. 6, Taf. XX). Von demselben faserigen Netzwerk sind die einzelnen Follikel dicht umsponnen. Besonders deutlich tritt dieses Geflecht auf der Oberflächenansicht des Follikels hervor, wo es sich mit großer Schärfe durch seine dunkle Färbung von der homogenen äußeren Follikelmembran abhebt (Fig. 5, Taf. XX). Die Hauptfasern dieses Follikelnetzes verlaufen senkrecht zur Längsachse des Eistranges. Es steht in Zusammenhang mit dem unter der Spongiosa hinziehenden Netzwerk (Figg. 5 und 6, Tafel XX). Dieses Fibrillensystem unter der Spongiosa findet sich jedoch nur in der Follikel- und Reifezone und steht daher nicht mit den Fasern der großen Faserzelle, die sich im Oogonienlager fand, in Verbindung. Wie schon erwähnt, lassen sich diese Geflechte am besten durch Fixation mit Herrmannscher Flüssigkeit und Färbung mit Eisenhämatoxylin darstellen.

Außerdem finden sich neben den Follikeln meist Gruppen von Kernen, die aus der Spongiosa in den Eistrang hineingewandert sind, und deren Protoplasma eine T-förmige Verankerung des Follikels im Eistrang bewirkt (Fig. 6, Taf. XX).

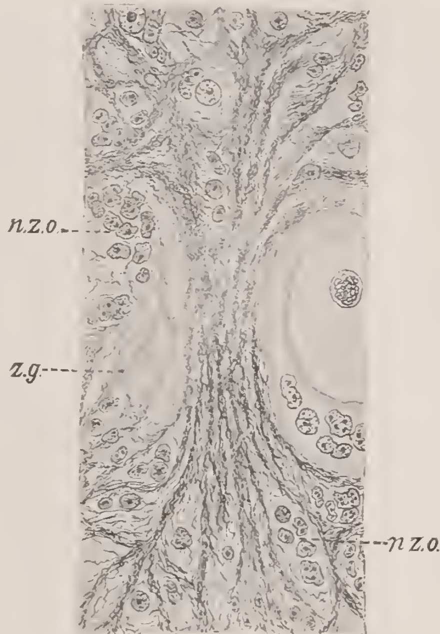
Haben die Eier ihre definitive Größe erreicht, so erfolgt ihre Loslösung, während der sich der Eikern im Stadium der ersten Richtungsspindel befindet (siehe später). Der sprungreife Follikel wölbt sich über die Eistrangoberfläche hervor (Fig. 2, Taf. XX, Zone 4), und das Ei, das sich schon vorher samt seiner Dotterhaut von der Follikelwand zurückgezogen hat, gelangt durch Platzen des immer dünner gewordenen Follikels in das Lumen des Ovarialschlauchs. Die abgelösten Eier sammeln sich in einer als Uterus dienenden Erweiterung des Ovarialschlauches (Fig. 1, Taf. XX, u), nahe seiner Ausmündung.

Dort findet man die stark vacuoligen Eier zu zehn und mehr beieinander, sich gegenseitig polygonal abplattend. Auf dem Stadium der ersten ausgebildeten Richtungsspindel werden dann die Eier abgelegt. Die Ausstoßung der Richtungskörper und das Eindringen des Spermatozoons erfolgt unmittelbar nach der Eiablage (siehe: Bütschli [76] u. O. Hertwig [77]).

5. Zone.

Der im Eistrang zurückgebliebene leere Follikel schließt sich durch Wucherung seines Gewebes zu einem kompakten, rundlichen Gebilde, in dessen Innern die Follikelkerne liegen (Fig. 2, Taf. XX, l. F.). Diese entleerten Follikel finden sich in der letzten oder Degenerationszone, deren faseriges Zwischengewebe nur noch degenerierte Oocyten enthält. Diese Zone ist am kürzesten zu Beginn des Frühlings, Anfang April, gewinnt aber im Verlauf der Laichzeit mehr und mehr an Ausdehnung, bis sie schließlich gegen Ende Mai den größten Teil des Eistrangs bildet. Der ganze Eistrang macht dann einen stark degenerierten Eindruck (s. die Schilderung Leydigs, oben Seite 279).

Textfig. 1.



Teil der Follikelzone eines am 15. Mai konservierten Tieres. Das Zwischengewebe (*z.g.*), das zahlreiche Nester zerfallener Oocyten aufweist (*n.z.o.*), ist vollkommen von eingedrungenen Spermatozoen, deren Köpfe sich intensiv färben, angefüllt und verdeckt.
Fixierung: Sublimat-Eisessig, Färbung: Hämatoxylin nach Delafield. Vergr. ca. 500.

Gegen Ende der Laichzeit degenerieren auch zahlreiche ausgebildete Eier innerhalb ihrer Follikel, indem das Follikelgewebe mit seinen Kernen beträchtlich auf Kosten der immer mehr zusammenschrumpfenden Eizelle wuchert, bis diese schließlich ganz aufgezehrt ist.

Abgesehen von dieser morphologischen Degeneration des Eistrangs gegen Ende der Laichzeit, halte ich auch das Eindringen zahlreicher Spermatozoen in die Follikel- und Reifungszone für eine Alters- und Schwächeerscheinung. Zu Beginn des Frühlings konnte ich in Eisträngen, die dicht mit entwicklungsfähigen Oogonien und Oocyten angefüllt waren, höchstens in der Degenerationszone Spermatozoen beobachten. Dagegen durchzetzen diese vollständig die Eistränge, die schon morphologische Degenerationserscheinungen in Gestalt zahlreicher Nester zerfallener

Oocyten (n. z. o.) aufweisen (Textfig. 1), so daß sie an manchen Stellen das Zwischengewebe des Eistranges (*z.g.*) vollkommen überdecken, besonders da sie, den einzelnen Zwischengewebszügen folgend, in den Eistrang eindringen.

II. Oogonien uud Oocyten.

1. Entwicklung der Oogonien.

Wie erwähnt, finden im Eistrang zwei Oogonienteilungen statt, von denen die erste nur gelegentlich in Zone 1 beobachtet wird, während die zweite, allgemeine Teilung auf der Grenze zwischen der ersten und zweiten Zone regelmäßig stattfindet. Mit Ausnahme der drei auf Figg. 13—15, Taf. XXI, abgebildeten Oogonien stammen die hier genauer untersuchten Oogonien aus dem Gebiet der zweiten Teilung.

Die jüngsten Oogonien im Anfangsteil des Eistrangs bestehen aus einer 10 bis 12 μ großen Zelle mit einem 6 μ großen bläschenförmigen Kern. Sie besitzen bei Boraxkarmin-Blochmannfärbung eine deutlich grün tingierte und gegen das übrige Zwischengewebe abgesetzte Membran (Fig. 9, Taf. XXI), die auch an Hämatoxylinpräparaten nach Delafield klar hervortritt. Das Protoplasma zeigt hier bei Sublimat-Eisessigkonservierung einen äußerst feinwabigen Bau. Auf etwas älteren Stadien sind die Waben, jedenfalls infolge Flüssigkeitsaufnahme, größer. Hierdurch wird auch das allerdings nur geringe Wachstum auf diesem Stadium bedingt. An den Knotenpunkten der die Wabendurchschnitte darstellenden Netzwerke finden sich kleine Granula. Neben diesen allerkleinsten und ziemlich regelmäßig verteilten Granula kommen gelegentlich auch größere Körner unbestimmbarer Natur vor. Konstant vorhanden ist ein Centrosom, respektive zwei, die sich bei der äußerst charakteristischen Boraxkarmin-Blochmannfärbung schön grün tingieren und sich dadurch sofort von dem violett gefärbten Protoplasma abheben. Die jüngsten Oogonien zeigen das eben sich in die Länge streckende und sich teilende Centrosom (Fig. 13, Taf. XXI). Der kugelige Kern besitzt eine deutlich grün gefärbte Kernmembran. In seinem Innern findet sich ein hellrot bis orange gefärbter Nucleolus und rotes Chromatin. Der Nucleolus enthält meist nur eine, durch ihre gelbe Farbe auffallende Flüssigkeitsvacuole, doch finden sich auch gelegentlich zwei und mehr. Diese Vacuolen buchten als gelbe Blasen die Wand des rötlich gefärbten Nucleolus vor (Figg. 13, 14, 15, Taf. XXI).

Nach dieser Farbenreaktion scheint der Nucleolus aus einer chromatinähnlichen Substanz, seine Flüssikeitsvacuole aber aus Plastin zu bestehen.

Neben Oogonien mit einem Nucleolus kommen gelegentlich auch solche mit zweien vor, (Figg. 40—43, Taf. XXI). Diese sollen später behandelt werden.

Der Nucleolus mit seinen Vacuolen liegt meist der Kernperipherie an und steht durch feine Fäden mit den im Kernraum zerstreuten Chromatinkugeln und -brocken in Verbindung. Diese Fäden färben sich mit Boraxkarmin rot, mit Boraxkarmin-Blochmann rot oder grün, je nach der Färbungsdauer in Blochmannscher Lösung. In gleicher Weise färben sich die Chromatinkugeln und die aus ihnen zusammengesetzten größeren Chromatinbrocken schön rot; bei geringer Überfärbung mit Blochmannscher Lösung nehmen sie gleichfalls einen dunkel violetten bis grünen Ton an.

Bereits in den jüngsten Oogonien ist die Teilung des Centrosoms zu beobachten. Das Centrosom streckt sich in die Länge und schnürt sich hantelförmig ein (Fig. 13, Taf. XXI). Nach der Trennung der beiden Tochtercentrosome erscheinen beide an ihrer Durchschnürungsstelle in eine Spitze ausgezogen (Fig. 14, Taf. XXI). Auf diesen jüngsten Stadien ist das Chromatin in Form kleiner Kugeln regellos im Kern verteilt. Mehrere Kugeln oder Körnchen können zu größeren Chromatinkonglomeraten zusammenbacken. Nach dem Auseinanderrücken der beiden Tochtercentrosome bemerkt man zunächst, wie ein Teil der die Chromatinkugeln und -brocken untereinander und mit dem Nucleolus verbindenden Fäden leicht anschwillt, so daß es den Anschein hat, als ob diese Fäden mit einer Chromatinschicht überzogen würden, da die Färbung der anschwellenden Fäden dieselbe ist wie die der Chromatinkugeln (Figg. 15 u. 16, Taf. XXI). Besonders deutlich weisen die vom Nucleolus ausstrahlenden Fäden diese Verdickungen auf. Das bisher in Form regellos verteilter Kugeln und Brocken aufgestapelte Chromatin strömt also auf den vom Nucleolus strahlig ausgehenden Straßen in das Kernreticulum. Die Verteilung des Chromatins erfolgt meist allseitig vom Nucleolus aus. Nur in wenigen Fällen, deren typischstes Beispiel Fig. 17, Taf. XXI, wiedergibt, erfolgt diese Wanderung und Verteilung einseitig. Das Resultat dieser Strömungserscheinungen des Chromatins ist eine regelmäßige Anordnung der im Kernnetz verteilten Chromatinkugeln, die untereinander sowie mit dem Nucleolus durch gleichmäßig dünne Fäden in Verbindung stehen. So weit man bei der Kleinheit des

Objekts mit Sicherheit feststellen kann, gehen meist acht dünne Fäden, auf denen in regelmäßigen Abständen die jetzt annähernd gleichgroßen Chromatinkugeln angeordnet sind, strahlig vom Nucleolus aus (Fig. 18, Taf. XXI).

Die Centrosome haben jetzt die Oppositionsstellung erreicht. Eine Sphärenstrahlung ist jedoch mit Sicherheit erst auf dem Stadium der Fig. 19, Taf. XXI, zu erkennen, wo wenige grün gefärbte Sphärenstrahlen allseitig von den Centrosomen ausgehen. Nach seiner regelmäßigen Verteilung im Kernnetz zieht sich das Chromatin mehr und mehr zusammen (Fig. 19, Taf. XXI). Gleichzeitig wird auch der Nucleolus kleiner, indem er seine großen Flüssigkeitsvacuolen verliert. Er ist jetzt nur noch wenig färbbar (Fig. 20, Taf. XXI) und verschwindet endlich völlig. Die bisher deutlich wahrnehmbare, grün gefärbte Kernmembran beginnt zuerst teilweise (Fig. 20) und dann vollständig unsichtbar zu werden (Fig. 21, Taf. XXI). Das Chromatin konzentriert sich allmählich immer mehr, wodurch sich zum Teil eine reihenförmige Anordnung der Chromatinkugeln ergibt. Die Figg. 22 u. 23, Taf. XXI, zeigen diese Stadien der höchsten Chromatinkonzentration vor der Bildung der Äquatorialplatte. Die Chromatinkugeln haben sich in die Mitte des leeren Kernraums zusammengedrängt; nur noch äußerst feine Fäden ziehen von diesem Haufen nach der Gegend der jetzt vollständig geschwundenen Kernmembran, von der in Fig. 23, Taf. XXI, nur noch ein kleiner Rest rechts unten zu sehen ist.

Wir wir sahen, ist das Chromatin während der Prophasen in Gestalt kleiner Kugeln angeordnet. Diese Chromatinkugeln sind trotz ihrer konstanten Größe nicht als Chromosome anzusehen. Denn, wie wir später sehen werden, beträgt die Zahl der Oogonienchromosome 16. Da wir aber in Figg. 18—23, Tafel XXI, weit über 16 Chromatinkugeln haben, so sind diese nicht als Chromosome, sondern als Chromomere aufzufassen, die sich erst kurz vor der Oogonienteilung zu Chromosomen zusammenschließen. Die Tendenz der Chromosome, sich in Chromomere aufzulösen, werden wir auch bei der Rekonstruktion der Oogonientochterkerne antreffen; und da während dieser Stadien jedes Chromosom immer aus zwei Chromomeren zusammengesetzt ist, so liegt auch hier, vor der Oogonienteilung, die Annahme dieses Verhaltens nahe. Die Chromatinkugeln der Figg. 18 bis 23, Taf. XXI, würden dann Chromomeren entsprechen, und wir hätten also 16×2 Chromomere, was in der Tat den Beobachtungen entspricht.

Die Centrosome haben auf der Fig. 23, Taf. XXI, sowie den kurz vorhergehenden Stadien einen lichten Hof um sich ausgebildet und scheinen ein wenig gewachsen zu sein; ihre Strahlung ist jedoch immer noch gering. Auf Fig. 23, Taf. XXI, sieht man das untere Centrosom sich nach der zurückgebildeten Kernmembran hin in zwei Zipfel ausziehen, von denen starke Strahlen ausgehen.

Die Stadien, welche der Spindel unmittelbar vorhergehen, müssen von außerordentlich kurzer Dauer sein, denn trotz vieler Bemühungen gelang es mir nicht, das Stadium, welches der Äquatorialplatte unmittelbar zuvorgeht, zu Gesicht zu bekommen.

Die jüngsten Spindeln haben eine ellipsoide Form, indem die Spindelfasern etwas gebogen sind. Centrosome habe ich nur auf der in Fig. 24, Taf. XXI, abgebildeten Oogonie mit einiger Sicherheit erkennen können: bei den meisten Spindeln sind sie nicht zu sehen. Die Sphärenstrahlung ist nur gering ausgebildet; die einzelnen Strahlen sind durch Aneinanderrücken der im Protoplasma verteilten Körnchen (Mikrosomen) gekennzeichnet. In der Äquatorialplatte erkennt man bei Seitenansicht sechs bis acht nebeneinanderliegende ellipsoide bis biskuitförmige Chromosome, die immer hochrot gefärbt sind, auch wenn das Chromatin auf den übrigen Stadien infolge Überfärbung mit Blochmannscher Flüssigkeit dunkelviolett erscheint. Diese hellrote Farbe ist also der Ausdruck einer gewissen, eben nur dem Chromatin im Stadium der Äquatorialplatte eigenen Beschaffenheit. Die Zahl der Chromosome in der Oogonienäquatorialplatte beträgt 16 (= Normalzahl). Charakteristisch ist auch das färberische Verhalten der Spindel. Sie färbt sich intensiv grün und zeichnet sich dadurch scharf von dem sie umgebenden hellvioletten Protoplasma ab.

Durch das Auseinanderrücken der Centrosome werden die Spindelfasern straff gespannt; wir erhalten so die in Fig. 25, Taf. XXI, wiedergegebene, äußerst regelmäßige Spindelfigur. Sehr auffallend ist das Vorkommen einzelner dicker Fasern, oder besser gesagt, dicker Faserbündel. Wie Fig. 25, Taf. XXI, zeigt, finden sich nämlich in der Spindel regelmäßig peripher verteilte dicke Faserzüge, zwischen denen die dünnen Spindelfasern liegen. Da die Zahl dieser Faserzüge viel geringer ist als die Chromosomenanzahl, dürften diese Fasern nicht als Zugfasern aufzufassen sein. Der Grund für das Auftreten der dicken Fasern könnte vielleicht folgender sein: In den Stadien vor der Spindel sahen wir die Centralkörper als große kompakte Gebilde innerhalb eines Hofes im Protoplasma liegen. Im Stadium der Fig. 23, Taf. XXI, zieht sich das untere Centrosom in zwei starke

Fasern aus, die man als Vorstufe dieser Faserbündel auffassen kann. Im Spindelstadium ist das Centrosom verschwunden. Ich glaube nun auf dem in Fig. 24, Taf. XXI, dargestellten Stadium gesehen zu haben, wie sich von dem noch etwas als Verdickung erscheinenden Centrosom diese Faserbündel in die Spindelfasern hineinziehen, so daß ich den Schwund der das Centrosom darstellenden Substanz mit dem Auftreten der dicken Faserbündel innerhalb der Spindel in Verbindung bringen möchte. Man sieht nämlich besonders gut auf dem Stadium der auseinanderrückenden Tochterplatten (Figg. 27 und 28, Taf. XXI), daß die Centrosome in dem Maße, wie die Spindeln verschwinden, wachsen und schließlich die Größe vor der Spindelbildung erreichen. Diese Verhältnisse sind wegen der Kleinheit der Bilder nicht mit genügender Sicherheit festzustellen. — Erwähnen möchte ich noch, daß auch Spindeln beobachtet wurden, deren Pole an der äußersten Eiperipherie lagen.

In gleicher Schärfe und Deutlichkeit wie in der Seitenansicht fällt die Äquatorialplatte auch in der Polansicht infolge ihrer leuchtenden Farbe ins Auge (Fig. 26, Taf. XXI). Sie erscheint als eine im großen und ganzen vierseitige bis rundliche Platte, aus ellipsoiden Chromosomen bestehend, die leider in dieser Ansicht nicht sicher zu zählen sind. Auffallenderweise ziehen von der Äquatorialplatte feine achromatische grüngefärbte Strahlen radiärwärts in das hellviolette Protoplasma (Fig. 26, Taf. XXI). Bei der Teilung strecken sich die ellipsoiden Chromosome und schnüren sich durch (Fig. 27, Taf. XXI). Diese Teilung erfolgt nicht bei allen Chromosomen gleichzeitig. In der Peripherie der Spindel ist der Prozeß weiter fortgeschritten als im Centrum, wo man noch biskuitförmig eingeschnürte Mutterchromosome sieht, während die Tochterchromosome an der Peripherie schon etwas auseinandergerückt sind. Die Spindelfasern scheinen ein wenig gekrümmt, und zwar in entgegengesetzter Richtung wie früher, so daß das Auseinanderrücken der Tochterchromosome in unserm Falle nicht auf der Kontraktion der Spindelfasern beruhen kann. Die Chromosome der beiden auseinanderrückenden Tochterplatten konzentrieren sich mehr und mehr und erreichen schließlich das jetzt wieder beträchtlich herangewachsene Centrosom (Fig. 28, Taf. XXI). Die Verbindungsfasern zwischen den beiden Tochterplatten sind gut ausgebildet. Ihre Fasern verlaufen von den Tochterplatten aus divergierend. Die Chromosome sind beim Auseinanderrücken der Tochterplatten zu mehreren (wahrscheinlich acht) größeren Ballen verbacken, aus denen sie bei weiterer Entwicklung in schleifen-

förmiger Anordnung wieder herauswachsen (Fig. 29, Taf. XXI). Leider konnte ich die Zahl dieser Schleifen nicht sicher feststellen. Allem Anscheine nach sind es aber acht Schleifen; sicherlich sind es nicht 16. Es müssen sich also demnach je zwei der 16 Chromosome des Oogonientochterkerns vereinigt haben, so daß wir schon während der Oogonienkernrekonstruktion in der Zahl der Chromatinschleifen die später in den Reifungsteilungen auftretende reduzierte Zahl acht antreffen. Die acht Chromatinschleifen bestehen demnach aus je zwei endverklebten Chromosomen, deren jedes wieder die Unterteilung in zwei Chromomere, die wir schon früher konstatierten, aufweist; denn jede bivalente Schleife scheint aus vier Chromatinkügelchen zu bestehen. Die Schleifen liegen in einem hellen Hof, der sich später zur Kernsaftvacuole ausbildet. Die eingeschnürte Zelle zeigt an ihrer Einschnürungsstelle eine grüngefärbte Zellplatte und Reste der nach und nach schwindenden Verbindungsfasern (Fig. 29, Taf. XXI).

Die jetzt zu erwartende Rekonstruktion des Kernes tritt nicht ein. Vielmehr ballen sich die schleifenförmig angeordneten und durch feine Fädchen untereinander verbundenen Chromosome zusammen. Schon während dieser Konzentration tritt innerhalb der Chromosomenanhäufung ein neuer Nucleolus auf, der sich durch eine orange Färbung deutlich abhebt (Fig. 30, Taf. XXI). Aller Wahrscheinlichkeit nach wird er von den Chromosomen gebildet. Durch diese Annahme würde die Konzentration des bereits schleifenförmig angeordneten Chromatins, die ja einer Verzögerung in der Kernrekonstruktion gleichkommt, verständlich. Und zwar scheinen wegen der maximalen Konzentration alle Chromosome gleichmäßig an diesem Aufbau des Nucleolus beteiligt zu sein (Fig. 31, Taf. XXI). Die Chromosome liegen diesem neugebildeten Nucleolus dicht an; beide bilden eine gemeinsame Kugel, in der exzentrisch der Nucleolus sitzt, durch seine orange Farbe sich deutlich von dem rotgefärbten Chromosomenklumpen abhebend. Auf diesem Stadium, Fig. 31, Taf. XXI, das mir der Zufall äußerst klar zu Gesicht brachte, sieht man die beiden mit ihren Nucleolen zu einem Ballen verbackenen Tochterplatten noch verbunden durch die schwach faserigen, grüngefärbten Verbindungsfasern. Die beiden Chromatinballen lassen ihre Zusammensetzung aus einzelnen Chromosomen bzw. Chromomeren deutlich erkennen. Wandständig liegen sie in der großen, wasserhellen Kernsaftvacuole, die schon jetzt durch eine deutliche Membran vom Protoplasma abgeschlossen sein kann. Die Kernmembran wird zuerst da gebildet, wo die Chromosome der Protoplasmahülle der Kernsaftvacuole an-

liegen. Von hier schreitet der Bildungsprozeß nach beiden Seiten hin weiter, jedoch finden sich individuelle Eigentümlichkeiten, indem z. B. in Fig. 31, Taf. XXI, die Kernmembran schon vollständig ausgebildet ist, während auf den etwas späteren Stadien der Figg. 32—34, Taf. XXI, die Kernmembran erst zur Hälfte deutlich hervortritt. Vom Nucleolus, der noch keine Vacuole besitzt, und dem ihm anliegenden Chromatin ziehen feine achromatische grüne Fäden nach allen Seiten, besonders aber nach der gegenüberliegenden Seite der eiförmigen Kernmembran. Dort finden sich kleine grünliche Körnchen, an denen sich die achromatischen Fäden inserieren. Das Protoplasma zeigt eine leichte Einschnürung zwischen beiden Tochterkernen: der Beginn der Zellteilung. Diese erfolgt kurz nach diesem Stadium (Fig. 33, Taf. XXI). Es können aber auch beide Tochterkerne bis zur vollständigen Rekonstruktion in der gemeinsamen Mutterzelle dicht beieinander liegenbleiben (Fig. 32, Taf. XXI, und Fig. 38, Taf. XXI). In solchen Zellen kommt die entgegengesetzt polare Anordnung des Chromatins in beiden Tochterkernen sehr instruktiv zum Ausdruck. In Zellen, die auf diesem Stadium schon geteilt sind, sieht man die Reste der Verbindungsfasern in Gestalt einer Anhäufung von grünen Körnchen der Gegenpolseite des Kernes anliegen (Fig. 33, Taf. XXI).

Die völlige Rekonstruktion der Tochterkerne wird dadurch eingeleitet, daß aus der dem Nucleolus anliegenden Chromatinmasse wieder die acht Chromatinschleifen herauswachsen, die wir schon vor der Konzentration des Chromatins antrafen. Wie dort (Fig. 29, Taf. XXI), so ist auch hier (Figg. 32—34, Taf. XXI) die Zusammensetzung der einzelnen Schleifen aus je zwei Chromosomen sichtbar. Die (in reduzierter Zahl) auftretenden acht Stränge können einmal gerade gestreckt vom Nucleolus bis zur Kernmembran gehen, so daß die beiden endverklebten Chromosome eine Gerade bilden (Fig. 33, Taf. XXI). Weit häufiger aber sind die Schleifen winkelig am Nucleolus umgebogen (Fig. 32 und 34), so daß eine V-förmige Figur resultiert, deren Spitze die Verlötungsstelle der beiden konjugierten Chromosome darstellt. Letztere weisen genau wie früher eine Gliederung in zwei Chromomere auf, so daß die ganze Schleife aus vier Chromomeren besteht. Auf die Bedeutung dieser schon während der Rekonstruktion des Oogonienkernes erfolgenden end-to-end-Konjugation werden wir erst in einer allgemeinen Betrachtung näher eingehen. Die Chromosome und ihre Chromomere treten allmählich mit den achromatischen Fasern, die in dem Kernraum ausgespannt sind, in Verbindung. Die Substanz der Chromosome wandert auf diesen

achromatischen Bahnen in das Kernreticulum und bildet so ein mehr oder weniger regelmäßiges Chromatinnetz. Bei dieser Verteilung der Chromosome im Kernreticulum verwischen sich meist deren Grenzen, indem sie ineinander überzufließen oder sich feiner zu verteilen scheinen und so die achromatischen Bahnen annähernd gleichmäßig mit chromatischer Substanz überziehen (Figg. 35—37, Taf. XXI). Die jeweilige Ausdehnung dieses Prozesses kann man an den Fäden verfolgen, die zum Teil bereits mit einem dicken, rotgefärbten Chromatinüberzug versehen, zum andern Teil noch grün gefärbt sind und so ihre achromatische Natur zeigen. Die bei dieser Chromatinverteilung entstehenden Bilder sind äußerst mannigfach und wechselnd, da einmal alle Chromosome, bzw. deren Chromomere, gleichzeitig ihre morphologische Individualität aufgeben und annähernd gleichmäßig auf das achromatische Fadenwerk überströmen können (z. B. Fig. 37, Taf. XXI), als auch ein Teil seine alte biskuitförmige, bzw. ellipsoide Gestalt eine gewisse Zeitlang beibehalten kann. Auch noch auf diesem Stadium können sich, wenn auch nur selten, die beiden Tochterkerne in der gemeinsamen Mutterzelle finden (Fig. 38, Taf. XXI).

Während der Verteilung des Chromatins auf das Kernreticulum ist der Nucleolus stark herangewachsen, indem sich in seinem Innern eine oder mehrere lichtgelb gefärbte Vacuolen gebildet haben. Gleich zu Beginn der Rekonstruktion hat sich auch das Centrosom der jungen Oocyte schon wieder geteilt (Fig. 35, Taf. XXI).

Das Resultat dieser Chromatinwanderung ist der rekonstruierte, ruhende Tochterkern (Fig. 39, Taf. XXI), dessen Kernnetz von wenigen starken und sehr vielen feinen bis feinsten chromatischen Strängen gebildet wird, an deren Knoten- und Befestigungspunkten an der Kernmembran sich chromatische Körnchen finden. Die Oogonie hat jetzt die im Eistrang stattfindende zweite allgemeine Teilung vollendet. Sie ist, samt ihrem Kern, nach dieser Teilung ein wenig gewachsen, ihr Protoplasma weist größere Waben auf. Durch diese Teilung ist die Oogonie zur Oocyte geworden, und auf dem Stadium der Fig. 39, Taf. XXI, setzen nun die Chromatinveränderungen ein, die für die Ausbildung des chromatischen Apparates in den Oocyten charakteristisch sind.

Bevor wir jedoch auf diese Chromatinveränderungen übergehen, möchte ich eine Abnormität im Oogonienkern erwähnen: das Vorhandensein von zwei Nucleolen, worauf ich schon S. 297 kurz hingewiesen habe. Auf diese Oogonien mit zwei Nucleolen gehe ich deshalb näher ein, weil ich es für möglich halte, daß sie zur Auf-

klärung über die Herkunft der Nucleolarsubstanz beitragen können. Wir sahen, daß der Nucleolus während des Äquatorialplattenstadiums verschwunden ist und daß die Tochternucleolen sofort nach der Teilung innerhalb der sich zusammenhäufenden Chromosomen auftreten. Aus diesem morphologischen Befunde schlossen wir auf eine genetische Beziehung der Nucleolen zu den Chromosomen. Wenn nun zwei Nucleolen vorhanden sind und es nachgewiesen werden könnte, daß in einem solchen Kern die doppelte Anzahl von Chromosomen vorhanden ist, so wäre wohl der morphologische Nachweis für die Entstehung des Nucleolus aus den Chromosomen erbracht. Dieser Nachweis ist mir nicht geglückt, weil die Oogonien mit zwei Nucleolen ziemlich selten waren. Während meiner ganzen Untersuchung fand ich nur vier brauchbare Oogonien, bzw. Oocyten mit zwei Nucleolen. Sie sind in den Figg. 40—43, Taf. XXI, abgebildet. In Fig. 40, Taf. XXI, einem Stadium direkt nach der Teilung, sieht man das Chromatin den beiden Nucleolen gleichmäßig angelagert. Schätzungsweise ist die den beiden Nucleolen anliegende Chromatinmasse nicht größer als die der benachbarten Eier. Dasselbe findet man bei der in Fig. 41, Taf. XXI, dargestellten jungen Oocyte, die ein etwas älteres, ungefähr der Fig. 35, Taf. XXI, entsprechendes Stadium zeigt. Von den beiden Nucleolen erstrecken sich etwa acht Chromatinstränge nach der Kernmembran. Merkwürdig ist hier die verschiedene Größe der beiden Nucleolen. Darnach scheint es, als wären beide erst gemeinsam gebildet und dann getrennt worden, da sie sich wie die entsprechenden Bruchstücke einer Kugel ausnehmen. Die Figg. 42 und 43, Taf. XXI, stellen junge Oocyten dar, deren Kerne sich dem Ruhestadium nähern. Das in Fig. 42, Taf. XXI, abgebildete Ei besitzt die Größe der benachbarten Eier, das in Fig. 43, Taf. XXI, ist dagegen bedeutend größer als die Nachbareier des gleichen Stadiums. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß von beiden Nucleolen annähernd die gleiche Anzahl von Chromatinfäden ausgeht. Die beiden Nucleolen haben also in bezug auf die Verteilung des Chromatins und Achromatins im Kernraum eine einander entsprechende Bedeutung, so daß man sie als Centra der Chromatinausstrahlung auffassen und gewissermaßen den Brennpunkten in einer Ellipse vergleichen kann.

Das gleichmäßig von beiden Nucleolen beherrschte Chromatin scheint zu lehren, daß in unserm Falle der oder die Nucleolen einen richtenden und centralisierenden Einfluß auf das Chromatin im Kernreticulum ausüben, eine Tatsache, die wir auch darin bestätigt finden, daß bei der regelmäßigen Verteilung des Chromatins während der

Prophasen (Fig. 18, Taf. XXI) der Nucleolus der Centralpunkt ist, von dem gleichmäßig radiär die Chromatinstränge ausstrahlen.

2. a) Umbildung des Oocytenkernes (Figg. 44—83, Taf. XXII).

Die jungen Oocyten, welche aus der zweiten Teilung der Oogonien hervorgegangen sind, haben einen 8 μ großen, bläschenförmigen Kern. Er ist von zahlreichen, mehr oder minder dicken Chromatinsträngen durchzogen, in deren Knotenpunkten sich Chromatinkörner finden. Der in Einzahl vorhandene Nucleolus, der eine große Vacuole enthält, bildet auch im Ruhezustand des Kernes einen gewissen Centralpunkt für die den Kernraum durchziehenden Chromatinbalken (Fig. 44, Taf. XXII). Der Kern ist nur wenig größer geworden als der Oogonienkern. Jedoch finden sich auch kleine individuelle Schwankungen in der Größe sowohl des Kernes als des Protoplasmas. Letzteres ist etwas reichlicher vorhanden als in den Oogonien; sein Wachstum beruht jedenfalls hauptsächlich auf Flüssigkeitsaufnahme, da die Plasmawaben größer geworden sind. In der Umbildung des Oocytenkernes können wir vier Phasen unterscheiden.

1. Phase: Ausbildung von acht Chromosomenringen (Figg. 44—53, Taf. XXII).

Das Ruhestadium des Oocytenkernes nach der letzten Oogonienteilung ist nur von kurzer Dauer. Zunächst treten in der Nähe des Nucleolus oder ihm anliegend Chromatinbrocken auf (Fig. 45, Taf. XXII), die seiner Oberfläche stellenweise ein zackiges Aussehen verleihen. Der Nucleolus scheint also in irgend einer Weise das Chromatinwachstum zu beeinflussen. Die Bildung von Chromatinkugeln und -brocken dehnt sich bald über das ganze Kernnetz aus, so daß dessen Maschen von annähernd gleich großen Kugeln erfüllt werden. Auf diesem Stadium ist bei manchen Oocyten, so z. B. bei den in den Figg. 46 und 47, Taf. XXII, abgebildeten, eine gewisse Polarität in der Anordnung des Chromatins zu erkennen, indem eine Region des chromatischen Netzwerks größere und dickere Stränge aufweist als die andre. Diese Anordnung dürfte damit zusammenhängen, daß die erstere Region der sogenannten Gegenpolseite entspricht, von der aus sich das Chromatin in dem Kernnetz ausbreitet. Dieser Vorgang ist auch jetzt noch nicht ganz vollendet, worauf auch die etwas exzentrische Lage des Nucleolus hindeutet.

Andrerseits könnte man diese einseitig im Kern liegenden, verdickten Fasern auch auffassen als die Anfänge der sich auf diesem

Stadium bildenden, vom Nucleolus strahlig ausgehenden Chromatinstränge. Für die erstere Ansicht spricht die Beobachtung, daß man an manchen Oocyten deutlich wahrnehmen kann, wie sich die einzelnen Chromatinkugeln aneinanderreihen und so die vom Nucleolus strahlig ausgehenden Stränge und Schnüre bilden, deren perlschnurartige Gestalt auch auf ihre Entstehung hinweist (Figg. 47 und 48, Taf. XXII). Diese Stränge erreichen zuerst in der Nähe des Nucleolus ihre Ausbildung, wie sich ja auch dort ihre Anlagen zuerst fanden. Von den Strängen strahlen dann dünne Balken fächerförmig aus und bilden so das Kernnetz. Indem sich nun die an den Knotenpunkten dieser dünnen Stränge befindlichen Chromatinkugeln auf den direkt vom Nucleolus ausgehenden dicken Fasern anhäufen (Figg. 47 und 48, Taf. XXII), entstehen schleifenartige Gebilde, die in ihrer vollkommenen Ausbildung in Achtzahl strahlig vom Nucleolus ausgehen (Fig. 49, Taf. XXII). Diese strahlige Chromatinanordnung ist äußerst charakteristisch und auffallend, da der Kern, abgesehen von äußerst dünnen und nur mit Mühe wahrnehmbaren achromatischen Fäden, nur diese acht chromosomartigen Chromatinstränge aufweist. Alle Chromatinbrocken und -kugeln sind in die Bildung dieser Schleifen aufgegangen.

Eine ähnliche Anordnung des Chromatins trafen wir schon vor der Oogonienteilung an (Fig. 18, Taf. XXI), wo auch acht Fäden vom Nucleolus ausstrahlten. Besonders aber sahen wir bei der Rekonstruktion der Oogonientochterkerne, wie einmal die Chromosome paarweise zu acht Schleifen angeordnet waren (Fig. 29, Taf. XXI) und wie dann im weiteren Verlauf der Rekonstruktion der Tochterkerne aus dem dem Nucleolus anliegenden Chromatin (Fig. 33, Taf. XXI) acht bivalente Chromosome hervorwuchsen, so daß wir annehmen konnten, daß schon hier im Oogonienkern je zwei Chromosome end-to-end konjugierten, ein Verhalten, das wir später noch diskutieren werden. Demgemäß liegt die Vermutung nahe, daß auch im Oocytenkern jede der acht vom Nucleolus ausstrahlenden Chromatinschleifen sich aus den beiden bereits im Oogonienkern konjugierten Chromosomen zusammensetzt. Diese Zusammensetzung ist jedoch hier, im Gegensatz zum Oogonienkern, nicht mehr zu erkennen, wie denn auch die früher beobachtete Unterteilung der Chromosome in je zwei Chromomere hier vollständig verwischt ist, indem jedes bivalente Element aus sehr zahlreichen Chromatinkugeln gebildet wird, die eben wegen ihrer großen Anzahl nicht als den früher beobachteten Chromomeren vergleichbar aufgefaßt werden können. Die Chromosome treten also

bei dieser Vorbereitung einer — wie wir annehmen und später noch erörtern werden — unterdrückten Teilung nicht als morphologisch abgegrenzte Individuen auf. Ob dieses Fehlen der Chromosomenindividualität auf den Ausfall der Teilung zurückzuführen ist, wage ich nicht zu entscheiden.

Zum Stadium der Fig. 49, Taf. XXII, ist noch zu bemerken, daß das Protoplasma inzwischen ein wenig gewachsen ist, und daß sich in ihm, nahe dem Kern, chromatinähnlich sich färbende Stränge und Kugeln finden, die man für aus dem Kern ausgestoßenes Chromatin ansprechen könnte. Bestätigt wird diese Vermutung durch den in Fig. 51, Taf. XXII, dargestellten Oocytenkern, dessen Membran von einer der chromosomenartigen Schleifen direkt durchbohrt zu werden scheint. Das außerhalb des Kernes befindliche Chromosomenende ist in eine Spitze ausgezogen. Da die Konservierung mit Sublimat-Eisessig (20%) sehr gute Resultate gibt, und die Färbung äußerst klar ist, so dürfte kein Kunstprodukt vorliegen, zumal sich auf diesem Stadium im Protoplasma wiederholt gefärbte Ballen und Brocken fanden.

Die acht vom Nucleolus ausstrahlenden Chromatinstränge sind nur mit einem Ende am Nucleolus befestigt (Fig. 49, Taf. XXII), mit dem andern ragen sie frei in den Kernraum hinaus, soweit sie nicht mit den Nachbarsträngen verbunden sind. Allmählich verdicken sie sich und lösen sich schließlich vom Nucleolus ab, der hierauf verschwindet (Figg. 50 u. 51, Taf. XXII). Nach einem Präparate schien es so, als ob er aus dem Kern austräte, doch möchte ich dies Bild nicht für sicher beweisend ansehen, da die Kernmembran etwas undeutlich war.

Nach der Ablösung der Chromatinstränge findet man ihre beiden Enden verbunden, d. h. die einzelnen Stränge zu ringartigen Figuren geschlossen. Diese Ringe sind zuerst noch ziemlich dünn und lassen ihre Zusammensetzung aus zahlreichen Chromatinkugeln erkennen (Fig. 52, Taf. XXII). Nach völliger Ausbildung erscheinen sie als dicke Ringe mit wenigen kugelförmigen Anschwellungen, die ihre Entstehung aus einem Strang noch darin offenbaren, daß sie nicht vollkommen geschlossene Figuren darstellen, sondern an einer Stelle unterbrochen sind, oder dort wenigstens nur eine dünne Verbindungsfaser aufweisen (Fig. 53, Taf. XXII). Auch in vollkommen ausgebildetem Zustand sind sie untereinander und mit der Kernmembran durch feine achromatische Fasern verbunden. Diese in Achtzahl auftretenden Ringe sind entsprechend ihrer Herkunft aus den in

Fig. 49, Taf. XXII, abgebildeten Schleifen aus je zwei Chromosomen zusammengesetzt. Diese Zusammensetzung ist aber weder an den Schleifen noch an ihren Abkömmlingen, den Ringen, wahrzunehmen.

Bis zu diesem Stadium hat sich das Protoplasma der jungen Oocyte nur wenig vermehrt, erst während der Rückbildung der Chromatinringe, besonders aber während der Phase der Chromatinzerstäubung, beginnt es energisch zu wachsen.

2. Phase: Rück- und Umbildung der acht Chromosomenringe (Figg. 54—61, Taf. XXII).

Die Rückbildung der acht Chromatinringe wird dadurch eingeleitet, daß sie sich in die Länge strecken, wobei ihre Zusammensetzung aus einzelnen Chromatinkugeln deutlicher wird. So zeigt Fig. 53, Taf. XXII, schon einen etwas gedehnten Ring; woraus auch hervorgeht, daß sich kleine zeitliche Differenzen in der Umbildung der Chromosome finden[1]. Die in die Länge gezogenen Ringe bekommen nun mannigfaltige Einknickungen: manche lösen sich wieder zu Strängen auf, andre bilden muldenförmige Figuren, deren parallele Schenkel umeinander gedreht sein können (Figg. 54 und 55, Taf. XXII). Auf diese Weise kommen die für die erste Periode der Umbildung charakteristischen Achterfiguren zustande. Während dieser ganzen Periode bleibt aber die Strangform des Chromatins erhalten. Man bemerkt zwar hier und da an den Insertionsstellen der achromatischen Fasern kleine Auszackungen der Chromatinstränge, eine Verteilung des Chromatins auf das achromatische Netzwerk findet jedoch nicht statt. Die vielfach verschlungenen Chromatinbänder der Achterfiguren lösen sich allmählich wieder zu offenen Strängen auf, und diese verbinden sich dann mit ihren Enden untereinander (Figg. 56—59, Taf. XXII). Man kann verfolgen, wie ganz allmählich erst eine und dann immer mehr Figuren aufgelöst werden und sich zu einem anscheinend zusammenhängenden Band vereinigen. Bemerkenswert ist ferner, daß sogleich mit Beginn der Rückbildung der Ringe der Nucleolus wieder sichtbar wird und mit den Chromatinsträngen in Verbindung tritt. Die verschiedenen Schlingen des Chromatinbandes sind untereinander und mit der Kernmembran sowie dem Nucleolus durch zahlreiche achromatische Fasern verbunden, also im Kerninnern gleichsam aufgehängt. Auch dieses Stadium zeigt im Protoplasma chromatinähnliche Massen. So scheint in Fig. 56, Taf. XXII, die Kernmembran an ihrer unteren

[1] Dieser Ring zeigt auch einigermaßen deutlich seine Zusammensetzung aus den beiden konjugierten Chromosomen.

Seite unterbrochen, indem ihr von außen eine, wie das Chromatin schwarz gefärbte, aus körnigen Anhäufungen bestehende Masse anliegt. Möglicherweise haben wir es hier mit vom Kern ausgestoßenem Chromatin (Chromidien) zu tun, wenn sich auch in diesem Fall keine direkte Verbindung der im Kern vorhandenen Chromatinstränge mit der außerhalb gelegenen fraglichen Chromatinmasse feststellen ließ. Die junge Eizelle ist seit dem Stadium vor Ausbildung der Ringe etwa um das doppelte gewachsen. Es finden sich bei Sublimat-Eisessigfixation in dem fein strukturierten Protoplasma einige gröber wabige Partien (Fig. 56, Taf. XXII), so daß man den Eindruck hat, als ob es sich hier um ein Kunstprodukt handelt, besonders da die mit Herrmannscher Flüssigkeit fixierten Oocyten ein gleichmäßiges Wabenwerk zeigen.

Das aus den Ringen gebildete Chromatinband streckt sich auf späteren Stadien mehr und mehr in die Länge (Figg. 60 und 61, Taf. XXII). In vielen dichten Windungen füllt es nun das Kerninnere aus. Es ist natürlich sehr schwer festzustellen, ob sich alle Achterfiguren zu einem gemeinsamen und in sich geschlossenen Chromatinband vereinigten, da man bei dem dichten Gewirr die Enden des Fadens leicht übersehen oder Schnittstellen des Fadens für Endstellen halten kann. Die Figg. 60 und 61, Taf. XXII, machen es mir wahrscheinlich, daß wir es nur mit einem Faden zu tun haben, dessen dichtes Gewirr den vorhandenen vacuoligen Nucleolus meist verdeckt.

Außerdem scheint es mir, daß während dieser Umbildungsstadien eine weitere Zunahme des Chromatins stattfindet. Nach Vereinigung der Achterfiguren zu einem Strang ist dessen Dicke gleichmäßig so stark wie die der Chromatinkugeln der Achterfiguren, eine Erscheinung, die ich mir nur durch eine Zunahme des Chromatins erklären kann.

Auf dieses Stadium des vielfach verschlungenen, gleichmäßig dicken Chromatinbandes folgt nun aber eine weitgehende Chromatinverminderung.

3. Phase: Die Chromatinzerstäubung (Figg. 62—71, Taf. XXII).

Das Stadium der Fig. 62, Taf. XXII, bezeichnet den Beginn dieser Periode. Das Chromatinband verliert wieder seine gleichmäßige Dicke, und seine aufgeknäuelten Teile ballen sich zu regellosen Chromatinmassen zusammen (Fig. 63, Taf. XXII). Der Nucleolus ist schon auf dem Stadium der Figg. 60—61, Taf. XXII, beträchtlich in seiner Größe zurückgegangen; man sieht, wie er sich mit den neu ent-

standenen Chromatinbrocken vereinigt und mit diesen nach und nach verschwindet. Im Verlauf dieses Degenerationsprozesses innerhalb des Kernes verliert das bandförmige Chromatin seine intensive Färbbarkeit (Figg. 63, 64, Taf. XXII), und nur die Chromatinballen tingieren sich noch tief schwarz. Die Kernmembran ist oft leicht wellig gebogen, wie denn der Kern auf diesem Stadium sehr leicht schrumpft: beides Anzeichen dafür, daß der Turgor des Kernes sich vermindert hat. Diese Stadien des Chromatinzerfalls zeichnen sich durch eine verwirrende Mannigfaltigkeit aus (Figg. 64—68, Taf. XXII). In äußerst bizarren und wechselvollen Bildern zerstäubt das ganze Chromatin im Kernraum. Letzterer färbt sich bedeutend stärker als vorher: besonders ist die Kernperipherie meist stark abgesetzt gegen das von den Chromatinfäden eingenommene Kerncentrum (Fig. 64 und folgende, Taf. XXII). Die in die Länge gezogenen Chromatinfäden werden immer dünner und dünner und sind regellos im Kernraum zerstreut; teilweise der Kernmembran, teilweise dem Nucleolus angeheftet, bilden sie die sonderbarsten Schlingen. und Aufknäuelungen, die in unregelmäßiger Verteilung färbbare Chromatinbrocken aufweisen. Den Fäden dicht angelagert oder inmitten ihrer Knäuel finden sich entweder ein großer oder mehrere kleine schwach gefärbte Nucleolen. Die Figg. 64—68, Taf. XXII, geben eine kleine Auswahl der eigentümlichen Bilder, deren Mannigfaltigkeit es unmöglich macht, ein Stadium aus dem vorhergehenden direkt abzuleiten, und deren wechselvolle Formen gleichzeitig die ganze Regellosigkeit dieser Chromatinzerstäubung vor Augen führen.

Allmählich tritt eine Konzentration des immer schwächer färbbaren Chromatinfadens ein (Figg. 69 und 70, Taf. XXII). Er zieht seine der Kernmembran angehefteten, vielfach verschlungenen Ausläufer ein und bildet in der Mitte des Kernraumes einen dichten Knäuel, in dem nur noch wenige stark färbbare Brocken (Figg. 66, 69, 70, Taf. XXII, br) liegen, die letzten Reste des degenerierten Chromatins. Auch jetzt färbt sich der periphere Kernraum dunkler als der centrale Teil. Vielleicht weist diese dunkle Färbung auf das Schicksal des degenerierten Chromatins hin, indem dieses in die peripheren Teile des Kernes zerstäubt wird und so deren dunkle Färbung bedingt.

Den Höhepunkt der Chromatinzerstäubung stellt das Stadium der Fig. 71, Taf. XXII, dar. Neben dem stark tingierten Nucleolus, der bisher noch dem Zerfall entgangen ist, liegt der dicht verschlungene, schwach färbbare Chromatinfaden. Wichtig erscheint mir die Tat-

sache, daß selbst auf diesem Stadium der Faden noch eine große Anzahl schwach färbbarer Körnchen enthält, die ich für die letzten Reste des degenerierten Chromatins halte. Aus ihrem späteren Schicksal schließe ich, daß sie das propagatorische Chromatin (Idiochromatin LUBOSCH 02) darstellen, das so in Form dieser Körnchen während der Zerstäubung erhalten bleibt. Denn durch allmähliches Wachstum dieser Körnchen, wobei sich auch ihre Färbbarkeit steigert, und durch ihr Zusammenfließen werden später die Chromatinmassen für die Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel gebildet.

Gleichzeitig mit der geschilderten Chromatinverminderung vollzieht sich das Hauptwachstum des Oocytenprotoplasmas. Gleich zu Beginn der Degeneration setzt es energisch ein, und während der maximalen Zerstäubung des Chromatins erreicht die junge Oocyte eine Größe von 50—70 μ.

Der Kern liegt meist central im Ei, doch finden sich auch Eizellen mit exzentrischem Kern. So gibt Fig. 66*a* (bei Ocular 12 gez.) ein schönes Stadium dieser Art wieder, das der Platzersparnis wegen allerdings ziemlich klein ausgesucht wurde. Es finden sich nämlich während der verschiedenen Entwicklungsphasen individuelle Verschiedenheiten in der Größe der einzelnen Eier, je nach Lage und Ernährung. Der Kern ist auf diesem Stadium von einer dichten und ziemlich stark färbbaren Dottermasse umgeben, die den central gelegenen Kern allseitig umschließt, bei einem peripher gelegenen Kern natürlich nur einseitig vorhanden ist. Bei mit Herrmannscher Flüssigkeit fixierten Präparaten hebt sich diese Dottermasse um den Kern scharf von dem übrigen lichteren Dotter ab. Diese dunkle Dotterzone möchte ich in Zusammenhang mit der Zerstäubung des Chromatins bringen, da ich sie auf andern Stadien nicht beobachtet habe. Bei dem ferneren Wachstum des Eies verliert sich jedoch diese Zone wieder mehr und mehr, so daß das ausgewachsene Ei eine gleichmäßige Dotterkörnelung aufweist (Fig. 93, Taf. XXIII).

4. Phase: Rekonstruktion des Chromatins (Figg. 72—83, Taf. XXII).

Im Stadium der ausgebildeten Chromatinzerstäubung (Fig. 71, Taf. XXII) sind, wie hervorgehoben, dem schwach gefärbten, aufgeknäuelten Chromatinfaden eine große Anzahl schwach färbbarer Körnchen eingelagert. Diese Körnchen wachsen allmählich und werden dabei stärker färbbar (Figg. 72—73, Taf. XXII). Einige verspätete Ausläufer gehen von diesem Fadenknäuel noch in den Kernraum hinaus (Figg. 73 und 74, Taf. XXII). Während dieser Rekonstruktion

des Chromatins beginnt endlich auch der Kern bedeutend zu wachsen, so daß von Fig. 75, Taf. XXII, ab die Zeichnungen mit Ocular 12 ausgeführt werden konnten. Neben dem Fadenknäuel mit seinen Chromatinkügelchen liegen noch ein oder zwei große Nucleolen, während zahlreiche kleinere, schwächer färbbare durch Fäden mit der sich immer mehr konzentrierenden Chromatinmasse in Verbindung stehen (Figg. 75—77, Taf. XXII). Diese nimmt bald eine ringförmige Gestalt an (Figg. 76—78, Taf. XXII). Indem dann die einzelnen kleinen Kügelchen immer mehr heranwachsen und miteinander zu größeren verschmelzen, entsteht ein Chromatingürtel, der aus zahlreichen Kugeln zusammengesetzt ist. Gleichzeitig mit dem Chromatin wachsen auch die in und an dem Chromatingürtel liegenden Nucleolen heran. Schließlich verschmelzen alle Chromatinkugeln miteinander (Fig. 80, Taf. XXII) und bilden so einen soliden Chromatinballen, der im Innern eine Lichtung zeigt, die von zahlreichen Chromatinbrücken durchkreuzt wird (Fig. 81, Taf. XXII). Auf diesem Stadium haben sich die Nucleolen peripher um die centrale Chromatinmasse gelagert. Sie stehen mit dieser und untereinander noch durch stark färbbare Fäden in Zusammenhang (Figg. 81 und 82, Taf. XXII).

Schließlich kommt es zu einer Ablösung der Nucleolen. Fig. 83, Taf. XXII, zeigt an dem völlig zu einem Klumpen verdichteten Chromatin (cr), dessen Oberfläche entsprechend seiner Zusammensetzung kugelig vorgebuchtet ist, nur noch zwei Nucleolen; die übrigen haben sich vom Chromatinklumpen abgelöst und sind peripher gewandert. Dort treten sie durch die Kernmembran hindurch in das Protoplasma, wo sie in der Nähe des Kernes sich finden. Nach ihrer Färbbarkeit kann man während dieser Rekonstruktion des Chromatins drei Arten von Nucleolen unterscheiden. Reine Chromatin-, reine Plastin- und gemischte oder Amphinucleoli.

Demnach lassen sich in der Entwicklung der Nucleolen im Oocytenkern drei Perioden unterscheiden.

1). Während des Aufbaues der chromatischen Ringfiguren und während der Vereinigung der aus ihnen hervorgegangenen Chromatinstränge zu einem Bande findet sich nur ein großer, mit einer Vacuole versehener Nucleolus vor, ganz wie im Oogonienkern. Das Ei wäre also während dieser Stadien zu vergleichen mit dem von Häcker (92 und 99) aufgestellten »Echinodermentypus«, der sich bei den Keimbläschen der kleinen, dotterarmen Eier findet.

2). Während der Zerstäubungsperiode des Chromatins findet dann meist ein Zerfall dieses Nucleolus statt, und zahlreiche kleine

Nucleolen treten vorübergehend auf (Figg. 66—68, Taf. XXII). Während dieser Periode kann aber der große alte Nucleolus noch vorhanden sein; bisweilen findet er sich sogar noch in der Wachstumsphase des Chromatins, von dem wachsenden Chromatin abrückend (Fig. 78, Taf. XXII).

3). In dieser Wachstumsperiode findet nun auch ein ganz enormes Wachstum der zahlreich auftretenden Nucleolen statt, woraus man auf ein inniges Verhältnis zwischen Chromatinwachstum und zunehmender Nucleolenzahl schließen kann. Der Oocytenkern gehört also auf diesem Stadium dem von Häcker (95, 99) aufgestellten »Vertebratentypus« an.

Die bei der Zunahme des Chromatins geschilderte Massenzunahme der Nucleolen und die während der Reifung eintretende Auflösung der Nucleolen im Eiplasma machen es wahrscheinlich, daß während des Chromatinwachstums Stoffe gebildet werden, die als unbrauchbare Stoffwechselprodukte in den Nucleolen abgelagert werden. Die Nucleolen gelangen dann nach Schwund der Keimbläschenmembran, teils aber auch schon vorher, indem sie die Kernmembran durchbrechen, in das Eiplasma, um dort resorbiert zu werden.

Einen gleichen Parallelismus in der Entwicklung des Chromatins und der Nucleolen, eine gleichzeitige Massenzunahme und namentlich eine gleichzeitige Massenreduktion im ausgewachsenen Ei fand schon Rückert (92).

Während der Stadien des Chromatinwachstums weist das Kerninnere noch zwei eigenartige Strukturen auf. Bei Fixation mit Herrmannscher Flüssigkeit erscheint der Kernsaft vollkommen gleichmäßig geronnen. Es finden sich in ihm äußerst zahlreiche, regelmäßig verteilte, feinste, dunkelgefärbte Körnchen (Fig. 78, Taf. XXII), die anfänglich vereinzelt auftreten (Figg. 76 u. 77, Taf. XXII), auf späteren Stadien aber den Kern dicht erfüllen, so daß er feingekörnt erscheint (Fig. 83, Taf. XXII). Diese Körnchen sind durch äußerst zarte Fädchen verbunden. Es findet sich also im Kern ein Waben- oder Netzwerk, dessen Knotenpunkten die dunklen Körnchen eingelagert sind. Da ich bei einigen Präparaten dies Netzwerk in Verbindung mit den letzten Chromatinfäden fand, die bei der Verdichtung des Chromatins noch frei in den peripheren Kernraum hinausragten, so möchte ich es für das achromatische Fadennetz halten, das bei der durchgeführten Chromatinkonzentration zurückgeblieben und frei geworden ist. Die diesem Netzwerk eingelagerten, mit Chromatinfarben sich färbenden Körnchen möchte ich dagegen für

die herangewachsenen Abkömmlinge des während der Zerstäubungsperiode verschwundenen Trophochromatins (Lubosch [02]) halten, das ich wegen der sich dunkler färbenden peripheren Kernzone in Form feinster Körnchen dort suspendiert annahm. Diese feinsten und deshalb als solche unsichtbaren Körnchen sind nun gleichzeitig mit dem Wachstum des propagatorischen Chromatins, das wir ja verfolgt haben, ebenfalls gewachsen und treten jetzt, erst sporadisch, dann aber in großer Anzahl, deutlich hervor, so daß sie das ganze Kerninnere durchsetzen.

Nach dieser Annahme wäre also im Kern der kurz vor der Äquatorialplatte gelegenen Stadien eine morphologische Trennung eingetreten zwischen dem propagatorischen (Idio-) Chromatin, das sich als ein kompakter Chromatinballen findet, und dem Trophochromatin, jenen in Unzahl vorhandenen, den Kernraum gleichmäßig durchsetzenden Chromatinkörnchen. Das diese Körnchen verbindende Netzwerk zeigen Herrmann- und Sublimat-Eisessigpräparate in gleicher Weise.

Neben diesem Netzwerk tritt aber bei Sublimat-Eisessigfixation noch eine schaumige Struktur im Kerninnern auf (Figg. 79—83, Taf. XXII), die ich dem geronnenen Kernsafte zuschreiben möchte. Bei Herrmann-Fixation ist dieser dagegen vollkommen homogen geronnen.

Um den Chromatinballen findet sich, sowohl wenn er noch ringförmig ist (Fig 78, Taf. XXII), als auch in seinem konzentriertesten Zustand (Figg. 82 u. 83, Taf. XXII cr.) eine helle Zone. Diese erstreckt sich in Fig. 83, Taf. XXII, von der Chromatinmasse (cr) bis zu dem links von ihr gelegenen, großen Nucleolus, so daß beide durch einen hellen Hof verbunden sind. Diese Zone bezeichnet wohl die Bahn, auf der der Nucleolus vom Chromatin peripherwärts gewandert ist.

Allgemeine Betrachtung der Chromatinverhältnisse in den Oogonien und Oocyten.

Zunächst habe ich die für die kleinsten Anlagezellen der späteren Eier im Anfangsteil des Eistranges von mir gebrauchte Bezeichnung »Oogonien« zu rechtfertigen. Waldeyer (03) unterscheidet zwischen Ureiern und Oogonien: »Ureier sind die Geschlechtszellen, die zuerst sicher als weibliche Geschlechtszellen zu bestimmen sind.« — Aus den Ureiern entwickeln sich durch Teilungen weitere Generationen von Eizellen, die Oogonien. — »Man kann nun dem Gesagten zufolge das ‚Urei‘ auch definieren als erste Oogonie«.

Nach Waldeyer fehlen in den bisher bekannten Fällen den

Ureiern die Nucleolen und die Zellgrenzen. Es findet sich also ein syncytiales Keimlager.

Da bei *Nephelis* die Ontogenese des Eistranges noch ungelöst ist, so können wir nicht mit Sicherheit feststellen, ob die Eizellen im Anfangsteil des Eistranges als »Ureier« oder als »Oogonien« zu bezeichnen sind. Nach den morphologischen Befunden zu urteilen — sie besitzen ja einen Nucleolus und sind deutlich abgegrenzte Zellen — wären sie als »Oogonien« zu betrachten.

Im Eistrang finden zwei Oogonienteilungen statt. Von größter Wichtigkeit für das Reduktionsproblem ist die schon erwähnte Tatsache, daß die end-to-end-Konjugation je zweier Chromosome in die Anaphasen der letzten Oogonienteilungen fällt, daß also die Pseudoreduktion aus dem Oocyten- in den Oogonienkern zurückverlegt ist; ein Verhalten, das nach Häcker (07) als »oogoniale Syndesis« zu bezeichnen wäre. Dieser Reduktionsmodus ist zuerst von Montgomery (00) bei den Spermatogonien von *Peripatus* ausführlich beschrieben worden. Mit Montgomery können wir in den Anaphasen der aus der letzten Oogonienteilung hervorgegangenen Oogonien zwei Abschnitte unterscheiden: einmal die »Early Anaphases« und dann das »Synapsisstadium«, wobei wir in der Auffassung der Synapsis Montgomery (00) folgen: »The term „synapsis" is used here as it was first employed by Moore (95), and later used by myself (98), to denote that portion of the spermatogonic anaphase in which the reduction of number of the chromosomes is effected. There is no sharp line of demarcation between this stage and what has been termed by me the „early anaphase"; for the sake of convenience in description, the synapsis stage may be said to begin when the nuclear membrane has appeared, and when in the central pole of the nucleus, thus bounded, a large amount of nuclear sap is present.«

Der erste Abschnitt der Anaphasen (»early anaphase«) umfaßt die Stadien der Figg. 28—31, Taf. XXI, der zweite Abschnitt (die Synapsis) die Figg. 32—34; doch ist zu bemerken, daß es, genau wie bei *Peripatus*, schon im ersten Abschnitt der Anaphasen zu einer paarweisen Vereinigung der Chromosome kommt. (Vgl. Figg. 49—52, Taf. 19, bei Montgomery mit Figg. 28—29, Taf. XXI, bei *Nephelis*.) Die hierdurch bedingte Pseudoreduktion tritt aber deutlich und zahlenmäßig belegbar erst im zweiten Abschnitt der Anaphase (Synapsis) hervor.

Beim Auseinanderrücken der Tochterplatten kommt es zu einer Verschmelzung der Chromosome. Bei der Kleinheit des Objektes

konnte zahlenmäßig nicht sicher festgestellt werden, ob bereits auf dem Stadium der Fig. 28, Taf. XXI, je zwei der in der Äquatorialplatte vorhandenen 16 Chromosome sich zu einer gemeinsamen Chromatinkugel vereinigen; wahrscheinlich ist es mir aber. Diese Chromatinkugeln lösen sich in Chromatinschleifen auf (Fig. 29), die eine Zusammensetzung aus meist vier Chromomeren aufweisen. Es konnten mit einiger Sicherheit etwa acht Schleifen gezählt werden, so daß also jede der in reduzierter Anzahl vorhandenen Schleifen aus je zwei (endverklebten) Chromosomen zusammengesetzt wäre (bei einer Normalität von 16). Jedes Chromosom weist seinerseits die schon früher erwähnte Untergliederung in je zwei Chromomere auf. Es ist also schon hier in den »early stages« die Konjugation der Chromosome und die dadurch bedingte Pseudoreduktion eingetreten. Da aber dieser Reduktionsmodus zahlenmäßig sicher erst im zweiten Abschnitt der Anaphase festzustellen ist, so sei hier nur kurz auf die frühe paarweise Vereinigung der Chromosome hingewiesen.

Die Chromosome ballen sich hierauf zusammen (Figg. 30 u. 31) und bilden eine kompakte Chromatinkugel, in der exzentrisch der von den Chromosomen gebildete Nucleolus steckt. Aus diesem Ballen wachsen nun paarweise vereinigt die Chromosome hervor, und zwar können wir hier mit Sicherheit acht Paar zählen. Jedes Paar besteht aus je zwei unter einem spitzen Winkel vereinigter univalenter Chromosomen, deren jedes sich aus zwei Chromomeren zusammensetzt. Der Winkel ist mit seiner Spitze immer nach dem Nucleolus gerichtet (Figg. 32 u. 34). Nur selten bilden die beiden konjugierten Chromosome eine vom Nucleolus ausgehende Gerade (Fig. 33). Da dieser Konjugationsmodus und die durch ihn bedingte Zahlenreduktion bis in die Einzelheiten der Vereinigung und Anordnung der konjugierenden Chromosome mit den Befunden Montgomerys (00) bei *Peripatus* übereinstimmt, so sei hier die Schilderung Montgomerys eingeschaltet. »But it is at the central ends of the chromosomes that the movements of significance for an understanding of the phenomena of the reduction of the number of the chromosomes are taking place. The central ends of every two of the univalent 28 chromosomes become approximated, so that the two chromosomes of such a pair together form a figure V or U, the bend or angle of the U or V marking the central ends of the chromosomes (figs. 60, 61, 63, pl. 19; figs. 65—83, pl. 20); these central ends are directed towards the central pole of the cell, which we have defined as the pole, where the pole of the achromatic spindle had previously been situa-

ted: while the distal ends of the chromosomes, or correspondingly the opening of the U or V, are directed towards the distal pole of the cell, which has been defined as that region where the Zwischenkörper plate had been formed. The distal ends of the chromosomes are placed close to the distal surface ot the nuclear membrane; but their central ends are usually removed by a clear space of nuclear sap from the central pole of this membrane: from this arrangement it follows that the chromosomes seem to be placed nearer one surface of the nuclens, and that the distal« . . . »Accordingly, in Peripatus the mode of reduction of the number of the chromosomes is as follows: every two univalent chromosomes of the last spermatogonic mitosis become united into pairs by the approximation of their central ends, . . . »In ganz gleicher Weise findet im Stadium der Figg. 32—34, Taf. XXI, die paarweise Vereinigung je zweier (väterlicher und mütterlicher) Chromosome statt, so daß wir die pseudoreduzierte Anzahl von acht bivalenten Chromosomen erhalten, die während der ganzen weiteren Entwicklung des Oocytenkernes vorhanden ist, genau wie in den Spermatogonien bei *Peripatus.* Wie wir später sehen werden, werden die beiden konjugierten Chromosome erst bei der ersten, als Reductionsteilung aufzufassenden Reifeteilung getrennt. Auch hierin gleicht die erste Richtungsteilung bei *Nephelis* der ersten Reifeteilung von *Peripatus.*

Wie erwähnt, erscheint jedes univalente Chromosom des Oogonienkernes ans je zwei Chromomeren zusammengesetzt. Eine derartige paarweise Vereinigung zweier Chromomere zu einem Chromosom fand auch Goldschmidt (02) beim Samenkern von *Polystomum* während der Befruchtung, indem »acht Chromatinkörnchen je paarweise durch Plastinzüge miteinander verbunden« sind. (Fig. 16, Taf. 22, bei Goldschmidt). Da diese Chromatinkörnchen zu Karyomeriten auswachsen (Figg. 19 u. 26, Taf. 23 bei Goldschmidt), so »würden dann also zwei Karyomeriten zusammen ein Chromosom bilden, eine Zusammengehörigkeit, die auch in ihrer ursprünglichen Verbindung durch einen Plastinzug ausgesprochen erscheint«. Auch in den Anaphasen der Furchungskerne konnte Goldschmidt paarig angeordnete Karyomeriten nachweisen: »Sehr auffallend ist, daß auf diesen Stadien die kleinen Karyomeriten immer zu Paaren angeordnet sind. Dies erinnert . . . lebhaft an die oben beschriebenen Verhältnisse des Samenkerns und legt auch hier den Gedanken nahe, daß je ein Paar der kleinen Karyomeriten einem Chromosom entsprechen könne.«

Die Rekonstruktion der Tochterkerne führt schließlich zu dem

zwischen der letzten Oogonienteilung und den Vorgängen im Oocytenkern liegenden, deutlich ausgeprägten Ruhestadium (Figg. 38 u. 39, Taf. XXI, und Fig. 44, Taf. XXII). Dieses Stadium des lockereren, dünnfädigen Kerngerüstes ist identisch mit dem Leptotänstadium (Winiwater 00). Durch allmähliches Wachstum des Chromatins kommt es zur Ausbildung von acht vom Nucleolus strahlig ausgehenden Chromatinschleifen (Fig. 49, Taf. XXII), ein Stadium, das man auch als »zweites Synapsisstadium« bezeichnet hat. Jede der in reduzierter Anzahl auftretenden acht Schleifen besteht (bei einer Normalzahl von 16) aus zwei Chromosomen, und zwar können wir mit einiger Sicherheit annehmen, daß die beiden schon im Oogonienkern end-to-end konjugierten Chromosome auch hier im jungen Oocytenkern zu einem einheitlich scheinenden bivalenten Chromosom verschmolzen sind. Diese Zusammensetzung der Schleifen aus je zwei univalenten Chromosomen und die Gliederung letzterer in je zwei Chromomere ist hier jedoch verwischt, ebenso wie sich auch die Zusammensetzung der später auftretenden acht Ringe (Fig. 52, Taf. XXII) aus zwei Chromosomen nicht erkennen läßt. Deshalb ist es unmöglich festzustellen, ob die Substanzen der konjugierten Chromosome völlig miteinander vermischt sind, oder ob nur, wie im Oogonienkern, eine Endverklebung eingetreten ist. Erwähnen möchte ich gleich hier, daß wir auch in der I. Reifungsteilung acht bivalente Chromosome antreffen, die sich aus je zwei end-to-end konjugierten univalenten Chromosomen zusammensetzen. Da wir in der Ausbildung der Chromatinschleifen (Figg. 49—52, Taf. XXII) und · Ringe — wie wir später ausführen werden — die Vorbereitung zu einer Teilung erblicken, so ist es nach Analogie mit der I. Richtungsteilung wahrscheinlich, daß auch hier, bei dieser unterdrückten Teilung, die beiden homologen Chromosome end-to-end konjugiert haben und so die in reduzierter Anzahl auftretenden bivalenten Elemente bilden.

Bemerkenswert ist, daß das erste, durch seinen dichten Knäuel ausgezeichnete Synapsisstadium bei unserm Objekt nicht nachzuweisen ist, und zwar mit gutem Grunde. Denn nach Popoff (08) liegt zwischen dem Leptotänstadium und dem ersten Synapsisstadium (dichter Knäuel) ein großes Anwachsen des Kernes, das Popoff zahlenmäßig folgendermaßen belegt:

Kerngröße

1. der weiblichen Geschlechtszellen von *Paludina vivipara.*

Leptotänstadium (Anfang)	12 Teilstriche
Synapsis (dichter Knäuel)	20 „

2. der männlichen Geschlechtszellen von *Ascaris mystax*.

Leptotänstadium	6—7	Teilstriche
Synapsis (sehr dichter Knäuel)	9—10	„

Nach Popoffs Ansicht ist das starke Wachstum des Kernes zwischen beiden Stadien zurückzuführen auf eine starke Flüssigkeitsaufnahme von seiten des Kernes. »Dieser Umstand wird die folgenden osmotischen Erscheinungen hervorrufen. Die während des funktionellen Wachstums ruhig vor sich gehenden und unmerklich verlaufenden osmotischen Prozesse zwischen Kern und Protoplasma werden auf einmal einem energischen osmotischen Wechsel Platz machen. Infolgedessen werden nach dem Centrum des Kernes gerichtete starke Diffusionsströmungen[1]) entstehen, welche an dem Treffpunkt Wirbelerscheinungen hervorrufen werden. Die bis daher gleichmäßig im Kerne ausgebreiteten Chromatinschleifen werden durch die Diffusionsströmungen mitgerissen und zu einem Klümpchen zusammengeballt. Die frei im übrigen Kernraum dagegen schwebend bleibenden Enden der Chromatinschleifen werden einen parallelen Verlauf einschlagen, da sie nach einem Centrum hinstreben. Der Kern wird so, infolge des schnellen Verlaufes der Teilungswachstumsprozesse, in das so viel erörterte Synapsisstadium eintreten.« Auf Grund dieser Betrachtung wird es uns verständlich, warum das I. Synapsisstadium bei *Nephelis* ausfällt; weil der Kern nicht die von Popoff konstatierten Größenschwankungen durchmacht, sondern, wie Figg. 44—49, Taf. XXII, zeigt, seine ursprüngliche Größe vollkommen beibehält. Das Chromatinwachstum in dieser Periode führt also bei unserm Objekt nicht zu großen osmotischen Schwankungen und zu einer damit verbundenen Kernvergrößerung, und deshalb fällt die dadurch hervorgerufene Zusammenballung des Chromatins zu einem Synapsisstadium und die Konzentrierung der Chromatinschleifen zu einem Buketstadium (siehe Popoffs Ausführungen Seite 364—365) aus. Auch das II. Synapsisstadium (Fig. 49, Taf. XXII) zeigt dementsprechend nur eine Konzentrierung der Chromatinschleifen gegen den Nucleolus, keine Zusammenballung des Chromatins, wie es bei Kernen mit bedeutender Größenzunahme festgestellt ist. In Hinsicht auf diese einfache Entstehungsweise der Chromosome der unterdrückten Oocytenteilung schließen sich die Bilder bei *Nephelis* sehr eng an die Befunde von Duesberg (08) bei der Spermatogenese der Ratte an, insofern als auch Duesberg in den Spermatocyten diese primitive Entstehungsweise der Chromosome ohne Synapsisstadium beschreibt (Figg. 4—14 bei Duesberg).

Schließlich kommt es zur Bildung von acht ringförmigen »chromatischen Segmenten« (Fig. 52 und 53, Taf. XXII), die sich, entsprechend ihrer Herkunft aus den vom Nucleolus strahlig ausgehenden Schleifen, ebenfalls aus je zwei endverklebten Chromosomen zusammensetzen. Einen Längsspalt konnte ich an diesen Ringen nicht nachweisen; doch ist es mir wahrscheinlich, daß er vorhanden ist und nur wegen der Kleinheit des Objektes nicht beobachtet werden konnte. Wir haben hier in den Stadien der Figg. 49 und 52—53 die Periode in der Oocytenkernentwicklung vor uns, in die nach der Auffassung von Sutton, Mc. Clung, Boveri, Schreiner u. A. die parallele Konjugation der Chromosome fällt, die sich morphologisch in der Verschmelzung der Chromosome der Länge nach äußert, die dann einen Längsspalt des ursprünglich einheitlichen Chromosoms vortäuschen kann. Im Gegensatz hierzu steht die Ansicht der unten zitierten Autoren sowie die Anschauung, die Woltereck (1898) und unabhängig von ihm R. Hertwig (1908) ausgesprochen haben, daß wir die Längsspaltung als eine Vorbereitung zu einer Oocytenteilung aufzufassen haben, die aber normalerweise wieder rückgängig gemacht wird. Ich schließe mich dieser letzteren Anschauung an. Denn einmal konnten wir die end-to-end-Konjugation der Chromosome und die dadurch bedingte Zahlenreduktion bereits in den Anaphasen der Oogonientochterkerne nachweisen, und dann machten wir es wahrscheinlich, daß wir auch in jedem der acht Ringe jene beiden end-to-end-konjugierten Chromosome vor uns haben, die wir bereits im Oogonienkern angetroffen haben, und die uns auch in der ersten Richtungsspindel wieder begegnen werden. Wie erwähnt, halte ich die Anordnung des Chromatins in ringförmige bivalente Elemente, besonders nach dem vorausgegangenen starken Chromatinwachstum bei gleichzeitigem Schwund des Nucleolus, für die Vorbereitung einer — wie wir sogleich sehen werden — unterdrückten Teilung, auch wenn es mir nicht gelang, einen Längsspalt der Chromatinelemente nachzuweisen. Es ist leicht möglich, daß infolge des Ausfalles dieser Teilung der Längsspalt in den Chromosomen bei unserm Objekt gar nicht mehr auftritt, oder daß er bei der Kleinheit des Objektes der Beobachtung entgangen ist.

Nach kurzer Dauer werden diese Ringe zurückgebildet (Figg. 54 bis 58, entsprechend den »diplotänen« Kernen), büßen, indem sie zu einem einheitlichen Bande verschmelzen, ihre individuelle Selbständigkeit ein (Figg. 59—61, entsprechend den »dictyänen« Kernen) und erfahren schließlich einen weitgehenden Substanzverlust. Die durch

das Chromatinwachstum, den Schwund des Nucleolus und die Anordnung des Chromatins zu bivalenten Chromosomen vorbereitete Teilung des Oocytenkernes wird also wieder rückgängig gemacht.

Nur in zwei Fällen sind bisher derartige durchgeführte Teilungen junger Oocyten beschrieben worden. So kommen nach MEVES (1895) in den jungen Oocyten von *Salamandra* »wirkliche Teilungsphasen« vor. Diese endigen aber jedesmal mit einer Degeneration der Oocyten. Hören wir MEVES selbst: »In den jungen Oocyten nimmt das Chromatin normalerweise, gleich nachdem das Ureistadium verlassen ist, die Form eines engmaschigen Netzwerkes an, welches sich im weiteren Verlauf in einen Fadenknäuel umwandelt. Diese Erscheinung, welche im wesentlichen auch für den Beginn einer Mitose charakteristisch ist, wird (ebenso wie das merkwürdig frühe Auftreten der Längsspaltung bei Copepoden und Selachiern) mit Wahrscheinlichkeit darauf zurückgeführt [HÄCKER (1892), BORN (1894)], daß ursprünglich die erste Teilung der Reifungsperiode alsbald auf die letzte Teilung der Ureier folgte. Die Veränderungen, welche das Chromatin weiterhin während der Wachstumsperiode erleidet, sind nach dieser Auffassung im Laufe der Phylogenese sekundär eingeschoben worden. Im Anschluß an diesen Gedankengang wird das Auftreten von Phasen von Richtungsteilungen in einem so frühen Stadium der Eientwicklung verständlich, wenn man sie als Rückschläge auf frühere Stufen der phylogenetischen Entwicklung auffaßt, welche wahrscheinlich unter dem Einfluß abnormer Lebensverhältnisse zur Ausbildung kommen.«

Hierhin gehört auch die Beobachtung SELENKAS (1881) am unreifen Ei von *Thysanozoon Diesingii*, in dem sich eine völlige Teilungsfigur mit Centralkörper, Chromosomen und Spindel ausbilden soll. Die Teilung bleibt jedoch bei der Längsspaltung der chromatischen Elemente bestehen; die geteilten Chromosome bilden wieder einen Ruhekern, ohne daß die eingeleitete Richtungskörperbildung vollendet wäre. Diese Beobachtungen wurden zwar von VAN DER STRICHT (1894) bezweifelt, doch meinte LUBOSCH (1902), daß die Beobachtung SELENKAS »eine zwar seltene, aber dennoch richtige Anomalie ist«.

Wir sahen, daß in den ersten beiden Phasen der Oocytenkernentwicklung (Figg. 44—61, Taf. XXI) eine starke Vermehrung des Chromatins stattgefunden hat bei einem gleichzeitig nur geringen Wachstum des Oocytenplasmas. Diese Zunahme des Chromatins ließ —

besonders bei seiner Anordnung in »chromatische Segmente« — eine Teilung erwarten. Diese Teilung fiel aus. Deshalb ist der Kern, dessen Chromatin ja das Teilungswachstum [R. HERTWIG (1908)] erfahren hat, für die ungeteilte Eizelle relativ zu groß. Die Oocyte befindet sich also unmittelbar nach der unterdrückten Teilung in einem »Depressionszustand«, den sie nur durch eine Reduktion ihrer angeschwollenen Kernmasse überwinden kann. Dieser Depressionszustand der Eizelle ist ganz den von CALKINS und R. HERTWIG bei Einzelligen gemachten Erfahrungen zu vergleichen. Wenn [R. HERTWG (1908)] »der Kern der Infusorien zur Zeit der Depression vergrößert ist, so geht das Wiedererwachen der Funktion, die Reorganisation der Zelle, mit einer Reduktion der Kernmasse einher; es treten Bilder auf, welche mit den Veränderungen des Hauptkernes gegen Ende der Konjugation große Ähnlichkeit haben, und wie diese darin ihre Erklärung finden, daß behufs Resorption der Kernsubstanz eine Oberflächenvergrößerung des Kernes angestrebt wird. Es entstehen verästelte oder gelappte Kernformen, oder der Kern wird in zwei oder mehr kleinere Stücke zerlegt. Gelingt auf diesem Wege die Reduktion der Kernmasse, so tritt das Infusor in eine neue Phase der Assimilation und Vermehrung ein.«

In ganz gleicher Weise findet auch in der wachsenden Oocyte eine »Reduktion der Kernmasse« statt, die sich nur insofern von den Vorgängen bei Infusorien unterscheidet, als nicht, wie dort, ganze Teile des gelappten Kernes resorbiert werden, sondern das Chromatin des ganzen, seine äußere Erscheinungsform beibehaltenden Kernes »behufs Resorption eine Oberflächenvergrößerung erfährt, das heißt, zerstäubt wird; ein Moment, das zu dem wesentlich gleichen Resultat, zur »Reduktion der Kernmasse« führt (Figg. 62—71, Taf. XXII). Wie hierauf bei Infusorien eine »neue Phase der Assimilation und Vermehrung einsetzt, so tritt auch die Oocyte während und nach ihrer Chromatinzerstäubung in ihre Hauptwachstumsperiode ein.

Über die Natur der »reduzierten Kernmasse« und die auf diese »Reduktion« basierte Trennung zweier Chromatinarten hat sich schon RÜCKERT (1892) auf Grund seiner Untersuchungen am Selachierei folgendermaßen ausgesprochen: »Wenn man sieht, daß die in den Chromosomen des Keimbläschens enthaltene Substanz eine so gewaltige Massenzunahme erfährt, wie das beim Selachierei der Fall ist, und wenn man ferner sieht, daß auf diese Zunahme wieder eine entsprechende Massenreduktion vor der Befruchtung folgt, so muß man sich sagen: es kann unmöglich die für den Aufbau des

neuen Individuums bestimmte Substanz sein, welche solchen Schwankungen ihrer Masse unterworfen ist. Es hätte absolut keinen Sinn anzunehmen, daß das Keimplasma in einer Geschlechtszelle sich so ins Enorme vermehrt. Ebensowenig Sinn aber hätte es, wenn vom Keimplasma, bevor es seiner Bestimmung zugeführt wird, ein so beträchtlicher Prozentsatz wieder verlorengehen sollte. Man wird im Gegenteil annehmen müssen, daß dasselbe innerhalb eines Geschlechtskernes sich im großen und ganzen gleichbleibt, da die wesentliche Bedeutung dieses Kernes eben darin liegt, jene Substanz möglichst unverändert zu übertragen.

So sind wir genötigt anzunehmen, daß die neu hinzukommende sowohl wie die später wieder schwindende Substanz der Chromosomen andre Funktionen erfüllt. Welcher Art diese sind, dürfte nicht schwer zu erraten sein. Es müssen Verrichtungen sein, welche dem betreffenden Zellindividuum, dem Zelleib und vielleicht zugleich den übrigen Kernsubstanzen zugute kommen. Man könnte sie deshalb ganz allgemein »somatische« nennen, um damit den Gegensatz zu kennzeichnen, in welchem sie zu den ersterwähnten Funktionen der Eichromosomen stehen.« »Die betreffende Chromosomensubstanz könnte man hiernach gleichfalls als ‚somatische' bezeichnen.«

Diese Anschauungen wurden später von Goldschmidt (1904) auf Grund der besonders schön an den großen Zellen von *Ascaris* wahrnehmbaren Chromidialstrukturen zu der Doppelkernigkeitstheorie ausgebaut. Diese Theorie besagt, daß jede tierische Zelle ihrem Wesen nach doppelkernig ist, d. h. daß sie einen somatischen und einen propagatorischen Kern besitzt. Ersterer steht den somatischen Funktionen, Stoffwechsel und Bewegung, vor und kann vorherrschend Stoffwechselkern oder Bewegungskern sein. Der propagatorische Kern enthält vor allem die Vererbungssubstanzen, denen auch die Fähigkeit zukommt, einen neuen Stoffwechselkern zu erzeugen. Gewöhnlich sind die beiden Kernarten in einem Kern vereinigt. Die vollständige Trennung beider Kernarten dürfte nur in wenigen Fällen vorliegen, im Zusammenhang mit der Fortpflanzung der Protozoen, ferner in der Oogenese und Spermatogenese der Metazoen.«

Für diese Ansicht Goldschmidts (1904) sprechen die Befunde bei *Nephelis*. In der ersten (Figg. 44—53) und zweiten (Figg. 54—61) Phase besitzt der Kern der Oocyte beide Chromatinarten. In die dritte Phase (Figg. 62—71) fällt die Zerstäubung des somatischen oder »Trophochromatins« (Lubosch 1902), mit der das Hauptwachs-

tum der Eizelle Hand in Hand geht. — Nach BORN (1894) läßt sich allein schon »die feine Verteilung des Chromatins im Keimbläschen während des Wachstums der Eizelle ganz gut als eine Steigerung des für das individuelle Zelleben aktiven Zustandes des Kernes auffassen.« Weiterhin können wir uns aber vorstellen, daß das im Kern pulverförmig zerstäubte Chromatin, das die periphere Kernzone deutlich dunkel färbt, durch die Kernmembran hindurchdiffundiert und das Plasma zu vermehrter Assimilation anregt, woraus sich das jetzt einsetzende Hauptwachstum der Eizelle erklärt. Eine direkte Umwandlung der zerstäubten Kernsubstanz in Dotter konnte wegen der maximalen Zerstäubung nicht beobachtet werden; doch mache ich auch hier auf die den Kern auf diesem Wachstumsstadium der Oocyte oft umgebende dunkle Plasmazone aufmerksam (Fig. 66*a*, Taf. XXII). Hiermit völlig im Einklang steht auch die Beobachtung MARÉCHALS (1905): »Bis jetzt sah ich immer in meinen Objekten, daß die Dotterbildung oder genauer die trophischen Veränderungen des anwachsenden Protoplasmas mit dem Anfang feinerer Verteilung der Chromosomen in zeitlicher Verbindung stehen.«

Der Zerstäubung entgeht das Idiochromatin, das in Form feinster Körnchen auch während des Höhepunktes der Zerstäubung (Fig. 71, Taf. XXII) in dem aufgeknäuelten Faden sichtbar bleibt.

Wir sahen, daß das Teilungswachstum (Figg. 44—53, Taf. XXII) zu einer starken Vermehrung der Kernsubstanz führte, und daß sich die Oocyte aus dem ihr infolge der unterdrückten Teilung drohenden Depressionszustande durch Reduktion von Kernsubstanz rettete. Weiter sahen wir, wie das im Kern zerstäubte Chromatin, durch die Kernmembran hindurchdiffundierend, das Plasma zu energischer Assimilation und die Oocyte zu ihrem Hauptwachstum veranlaßte. So ist auf dem Stadium der maximalen Zerstäubung (Fig. 71, Taf. XXII) die Eizelle schon zu der Größe von $50 \times 70\ \mu$ herangewachsen. Somit ist der regulatorische Vorgang der Chromatinreduktion gleichsam illusorisch gemacht worden durch die Wirkung des zerstäubten Chromatins auf das Plasma, und es hat sich ein neues Mißverhältnis in der Kernplasmarelation, diesmal aber zu ungunsten des Kernes, ausgebildet, der ja in Fig. 71, Taf. XXII, fast sein ganzes Trophochromatin eingebüßt hat, während das Plasma sehr stark gewachsen ist. Dieses Mißverhältnis zwischen Kern und Plasma muß nun ausgeglichen werden durch ein zweites Wachstum des Chromatins, und so konstatieren wir denn (Figg. 72—83, Taf. XXII) eine Vermehrung des Idiochromatins (in Gestalt des sich allmählich zu einem einheit-

lichen Ballen zusammenschließenden globulitischen Chromatinringes) und andrerseits eine Vermehrung des zerstäubten Trophochromatins, das sich noch innerhalb des Kernes findet, so daß dessen staubförmige Chromatinbestandteile allmählich sichtbar werden und schließlich als eine Anzahl feinster Chromatinkörnchen den ganzen Kern dichtgedrängt anfüllen (Fig. 83, Taf. XXII).

Schließlich haben wir uns noch zu fragen, wie sich die bei *Nephelis* gefundenen Tatsachen mit der von Boveri (87 und 04) aufgestellten Individualitätstheorie der Chromosome in Einklang bringen lassen.

Trotz der gewaltigen Metamorphosen der Chromatinindividuen, einerseits durch die tiefgreifenden Verminderungs-, andrerseits durch die weitgehenden Wachstumsprozesse, konnten wir während der Oogonien- und Oocytenentwicklung viermal die Achtzahl in der Anordnung der Chromatinelemente feststellen. Ferner blieb auch bei maximalster Chromatinzerstäubung ein aufgeknäuelter Faden mit zahlreichen Körnchen zurück. Diese Befunde lehren, daß die von Boveri (87) als elementarste selbständige Organismen bezeichneten Chromosome ihrer materiellen Hauptmasse nach verschwinden können, daß aber eine gewisse Substanz, das körnige Idiochromatin (Lubosch 02) zurückbleibt, und daß dieses dann nach einer Wachstumsperiode wieder die Chromatinelemente mit konstanter Zahl liefert.

Wenn also auch die einzelnen Chromosome vorübergehend durch Vereinigung zu einem Bande ihre individuelle Abgrenzung aufgeben können, ja wenn diese vereinigten Chromosome sogar einen weitgehenden Substanzverlust erfahren, so machen es doch die bei *Nephelis* gefundenen Resultate wahrscheinlich, daß bei der Zahlenkonstanz der später wieder auftretenden Chromosome diese gebildet werden durch eine bestimmte und konstante Anzahl der bei der Zerstäubung zurückgebliebenen kleinsten Chromatinkörnchen: daß also das einzelne Chromosom als solches zwar aufgelöst werden kann, und daß während und nach dieser Auflösung die den Chromosomen eigene Menge von Trophochromatin verschwinden kann, daß aber die das Chromosom zusammensetzenden Bestandteile »idiochromatischer Art« erhalten bleiben.

Demnach wäre also das chromatische Element oder Chromosom aufzufassen als ein »Verband« (siehe Fick 05) einer bestimmten Anzahl während der ganzen Oocytenentwicklung bleibender Erbeinheiten (Rückert 92). Daneben findet sich aber im Chromosom, manchmal in überwiegender Menge, noch trophochromatische Substanz

(Lubosch 02), deren Wachstum und Verschwinden die beschriebenen komplizierten Metamorphosen mit bedingt und dadurch die Kontinuität der das Chromosom zusammensetzenden idiochromatischen Einheiten verschleiert. Unbeteiligt an diesen weitgehenden Metamorphosen bleibt das Idiochromatin, womit aber nicht behauptet werden soll, daß es nicht auch assimilieren und sich vermehren könne, wie denn nach Goldschmidt (04) gerade diesen Vererbungssubstanzen die Tätigkeit zukommt, einen neuen Stoffwechselkern (Trophochromatin) zu erzeugen.

Die Reduktion des Chromatins kann im wachsenden Oocytenkern bis zum scheinbar völligen Schwund der Chromosome führen (Carnoy et Lebrun 1897—1903 und R. Fick 1899). Aus diesem Umstande erklären sich die beiden widersprechenden Anschauungen, von denen die eine die Kontinuität der Chromosome von der letzten Oogonienteilung bis zur ersten Reifungsteilung annimmt, während die andre, besonders von Carnoy et Lebrun und Fick vertretene Anschauung die Reifungsspindelchromosome für Nucleolenabkömmlinge hält. Dieser Ansicht schließt sich auch Goldschmidt (02) an: »In der Bildung der Chromosome aus den Karyomeriten glaube ich den gleichen Vorgang sehen zu müssen, den Carnoy et Lebrun (97—99 bei der Entstehung der Chromosomen aus Nucleolen im *Triton*-Ei beschrieben«. Den Verdacht, daß die Chromosome »aus Teilen der Höfe der Karyomeriten oder aus übersehen gebliebenen Resten des Kerngerüstes entständen und die Karyomeriten nichts andres seien als Nucleoli, die . . . . mit der Spindelbildung gar nichts zu tun haben, sondern dabei allmählich im Plasma aufgelöst werden,« weist Goldschmidt unter Hinweis auf die Tatsache zurück, daß »in den Stadien, auf welchen Chromosomen in der Zelle vorhanden sind, niemals eine Spur der Karyomeriten zu finden ist.« Im Gegensatz hierzu verläuft nach Goldschmidt die Chromosomenbildung in dem Ruhestadium der ersten Furchungskerne sehr kompliziert: »Wie man sich die Beteiligung der verschiedenen Kernsubstanzen bei der Bildung der Chromosome denken kann, ist schwer zu sagen. Zunächst scheint es mir sicher, daß die Chromosomen wenigstens zum Teil aus der Nucleolensubstanz hervorgehen. Ob diese sich dabei erst auflöst, oder ob sie die Chromosomen in ähnlicher Weise aus sich hervorgehen läßt, wie es für die Karyomeriten anzunehmen ist, weiß ich nicht. Wahrscheinlich werden sich aber auch Teile des Kerngerüstes beteiligen, das ja auch wohl Substanz der ehemaligen Karyomeriten enthält. Jedenfalls bleibt hier noch sehr viel aufzuklären«. Auch

Hartmann (1901) stellt für das *Asterias*-Ei fest, daß am Schluß der Wachstumsperiode — diese selbst wurde nicht untersucht — alles Chromatin und Plastin im Nucleolus vereinigt ist. Aus letzterem entstehen nach der Entleerung des Eies in das Wasser die Chromosome der Richtungsteilung.

Bei beiden Objekten bedarf es noch einer genauen Untersuchung, ob die aus der letzten Oogonienteilung hervorgegangenen Chromosome während der Wachstumsperiode des Eies zugrunde gehen (wie dies Carnoy et Lebrun für das Amphibienei wahrscheinlich zu machen suchen), oder ob sie bei der Bildung des Nucleolus verwendet werden. Erst dann kann die Frage nach der Kontinuität des Chromatins bei diesen beiden Objekten diskutiert werden.

Die Befunde bei *Nephelis* sprechen für die Chromosomenkontinuität. also für die Anschauung, die (nach Fick 99) »durch die wertvollen und bewundernswert genauen Untersuchungen von Rückert (92 *a*, *b*) und Born (94) zu fast allgemeiner Herrschaft gebracht wurde«, und die später von Boveri (04 und 05) zur Individualitätslehre ausgebaut wurde. Nach dieser Anschauung sind die Chromosome selbständige elementare Lebewesen. Die Metamorphosen, die sie während der Oocytenkernentwicklung erfahren, ihr Substanzverlust und ihr geringes färberisches Vermögen sind für ihre Individualität nicht von Bedeutung. Denn nach Boveri (04) ist es für unsre Betrachtungen ganz gleichgültig, »wenn das, was durch den ruhenden Kern hindurch die Kontinuität der Chromosome vermittelt, überhaupt gar nicht ihr färbbarer Bestandteil wäre«. (Siehe auch die »Achromatinhypothese« Häckers [08]).

Das Hauptargument gegen die Kontinuität der Chromosome bilden die Arbeiten Carnoys et Lebruns (1897—1903), die ein völliges Verschwinden der ursprünglichen Chromosome nachzuweisen suchten. Im Gegensatz hierzu ist nach Born (94) in der Tat kaum anzunehmen, daß während dieser Rückbildungsperiode das Chromatin aus dem Kern des reifenden Amphibieneies verschwunden sei. Es hat sich nur äußerst fein in der umgebenden Kerngrundsubstanz verteilt. Diese äußerst feine, an der Grenze der Sichtbarkeit liegende Rückbildung der Chromatinfäden wurde auch von Rückert (92) im Selachierkeimbläschen nachgewiesen. Seine Chromosome verlieren mehr und mehr ihre Färbbarkeit, »so daß schließlich das färbbare Gerüst höchst undeutlich wird«. Auf Grund einer kontinuierlichen Entwicklungsserie stellt aber Rückert fest: »daß das Gerüst oder genauer der Knäuel der Chromosome bei Selachiern nicht verlorengeht, was

neuerdings von MARÉCHAL (04 und 06) für zahlreiche Chordaten bestätigt wird. Außerdem haben aber die Deutungen der belgischen Forscher von LUBOSCH (02) eine Korrektion erfahren, indem es LUBOSCH nicht möglich war nachzuweisen, »daß das Netzwerk jeweils völlig verschwindet und durch nucleolenentsprossene Figuren ersetzt wird. Jedesmal waren feinfädige Substanzen vorhanden, die auf frühere, gleichfalls fädige Substanzen zeigende Stadien zurückwiesen. Ich bin der Ansicht, daß die Bildung und Auflösung der Nucleolarsubstanz unabhängig von den Schicksalen des chromatischen Gerüstes erfolgt«.

Auch MARCUS (1906) »hält an dem von BOVERI (04) erweiterten Begriff der »physiologischen Individualität« fest, da es ja durchaus nicht undenkbar ist, daß die verstreuten Chromomere sich bei der Gruppierung zu Chromosomen wieder in demselben Verband wie vorher anordnen«.

2. b) **Vorbereitung zur ersten Richtungsspindel** (Figg. 84—104, Taf. XXIII).

Im Verlauf der oben geschilderten Wachstumsvorgänge des Chromatins ist die Eizelle zu ihrer definitiven Größe (80—100 μ) herangewachsen. In dem früher feinwabig gebauten Protoplasma (Fig. 93, Taf. XXIII) sind größere, aber immer noch äußerst regelmäßig verteilte Flüssigkeitsvacuolen aufgetreten (Fig. 94, Taf. XXIII), wodurch teilweise auch das in diesem Stadium noch erfolgende Wachstum der Eizelle bedingt wird. Diese Vacuolisierung des Protoplasmas beobachtete auch VAN DER STRICHT (04) in den wachsenden Eiern der Fledermaus: »Dans les oocytes plus jeunes la charpente filaire montre une structure réticulée, à trabécules anastomosés, parsemés de cytomicrosomes, séparant des mailles étroites (Fig. 7). Plus tard au stade d'étalement des pseudochromosomes la structure devient franchement pseudoalveolaire (Fig. 14, 28 etc.). Dans plusieurs espaces interfilaires s'élabore un liquide clair, hyalin, pâle, peu colorable, représentant le deutoplasme. Ces amas ou vesicules refoulent et compriment entre elles le mitome et le paramitome voisin, sous forme de travées plus compactes, parsemées de granulations. Ces transformations s'accentuent graduellement à mesure que l'oocyte s'accroît (Fig. 31) . . .«.

Das Ei ist auf diesem Stadium von einer stark färbbaren Dotterhaut umgeben, die von dem körnigen Protoplasma durch einen dünnen, scharf begrenzten homogenen Plasmasaum getrennt ist, der zu vergleichen ist der »peripheren Protoplasmaschicht« VEJDOVSKYS (88).

Die Dotterhaut läßt sich, besonders bei Färbungen mit DELAFIELDS Hämatoxylin und Boraxkarmin-BLOCHMANN bis auf die Membran, von der schon die jüngsten Oogonien umgeben sind, zurückführen (Siehe Seite 296). Die scharf umschriebene, homogene Rindenschicht des Eies bildet sich allmählich vom Stadium der Fig. 93, Taf. XXIII, an aus und ist besonders gut an HERRMANNschen Präparaten sichtbar. Die erste Veränderung in dem gleichmäßigen Balkenwerk des feinwabigen Protoplasmas tritt auf, wenn sich der Kern auf einem der Fig. 80, Taf. XXII, entsprechenden Stadium befindet. Ungefähr inmitten der Zelle tritt eine Ansammlung von Körnchen auf, die sich durch ihre Größe von den übrigen Körnchen des Protoplasmas abhebt (Fig. 94, Taf. XXIII). Sie färben sich mit Protoplasmafarben annähernd ebenso stark wie das feinwabige Protoplasma, unterscheiden sich von dessen Körnchen also nur durch ihre Größe. Bei Hämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN hingegen tingieren sie sich bei nicht zu langer Differenzierungszeit tief schwarz und treten deshalb deutlich hervor. Mit dem Auftreten dieser Körnchen beginnt eine Veränderung in dem gesamten Eiprotoplasma (Fig. 95, Taf. XXIII). Die gleichmäßig im ganzen Plasma verteilte Flüssigkeit, die dem »liquide clair, hyalin« VAN DER STRICHTS entspricht, vereinigt sich zu größeren Flüssigkeitsvacuolen, und gleichzeitig zieht sich hier und dort das feinwabige Protoplasma zu einem anfangs lichteren, dann aber immer gröberen Balkenwerk zusammen. Die stark färbbaren Protoplasmakörnchen vergrößern sich indessen immer mehr und verschmelzen, wie es scheint, teilweise untereinander. Schon jetzt, (Fig. 95, Taf. XXIII), noch besser aber auf den Stadien der Figg. 96 und 97, Taf. XXIII, kann man zwei Centra unterscheiden, um die sich diese Protoplasmakörnchen anzuordnen scheinen. Auf dem Stadium der Fig. 96, Taf. XXIII, konzentriert sich das bisher nur leicht flockige Protoplasma besonders nach zwei Richtungen hin. Einmal tritt eine mehr oder minder dicke Schicht verdichteten Protoplasmas an die Oberfläche des Eies und bildet eine Randzone, ähnlich der von VAN DER STRICHT bei der Fledermaus (04) und beim Schaf (05) beschriebenen. Da die Bilder bei *Nephelis* sich eng an die VAN DER STRICHTS anschließen [Siehe Figg. 32 und 39, Taf. II, von der Fledermaus (04) und Fig. 18, Taf. III, vom Schaf (05)], sei hier die auch für unser Objekt zutreffende Schilderung VAN DER STRICHTS zitiert. »Pendant ce dernier stade de l'oogenèse la structure pseudoalvéolaire s'accentue graduellement. 'Au début les vesicules claires sont relativement petites, mais un grand nombre d'entre elles acquièrent graduellement

un volume considérable. Il est probable que certains fixateurs, tels que . . . , accentuent cette structure en gonflant le contenu des alvéoles (Fig. 39). Mais tous les fixateurs démontrent la présence de vacuoles plus ou moins nombreuses, comprimant le mitome et le paramitome interalvéolaire, parsemés de restes d'amas vitellogènes (Figg. 33, 35, 36, 37, 38 *r*) . . . .«.

Ein andrer Teil des feinwabigen Protoplasmas sammelt sich indessen in der Mitte der Zelle und bildet ein zusammenhängendes Balkenwerk. Dieses verdichtet sich immer mehr und stellt schließlich die Protoplasmainsel dar, in der sich die Centrosome und später die Spindel finden (Figg. 101 u. 103, Taf XXIII). Die stark färbbaren Protoplasmakörnchen haben sich unterdessen zu Gruppen vereinigt, die ringförmige, mit einer centralen Lichtung versehene Schollen darstellen, deren Oberfläche, entsprechend ihrer Zusammensetzung, unregelmäßig gekörnt erscheint (Figg. 96 u. 97, Taf. XXIII). Diese Schollen gruppieren sich ringförmig um zwei Centra. Die in Fig. 96, Taf. XXIII, dargestellte Anordnung kommt am häufigsten vor; vereinzelt finden sich aber noch viel regelmäßigere. Fig. 96, Taf. XXIII, ist auch insofern interessant, als bei ihr außerhalb des Kernes ein großer Amphinucleolus (Am.) liegt.

Bei der weiteren Entwicklung schließen sich die Schollen enger aneinander und rücken an den Kern, der unterdessen in ein den Figg. 81—82, Taf. XXII, entsprechendes Stadium getreten ist. Bisher war von einem Centrosom innerhalb der Schollen nichts wahrzunehmen. Auch mit der Eisenhämatoxylinfärbung konnten die Centrosome nicht früher als auf dem Stadium der Fig. 98, Taf. XXIII, beobachtet werden. Innerhalb des Schollenkranzes finden wir gleichzeitig zwei Centrosome. Diese beiden Centrosome haben sich also nicht erst jetzt geteilt, sondern, wie wir bereits Seite 303 sahen, findet sich schon in der jungen Oocyte während der Kernrekonstruktion ein geteiltes Centrosom. Einige Male glaubte ich beobachten zu können, daß diese Centrosome der jungen Oocyte körnig zerfielen; doch ist bei der allgemein körnigen Beschaffenheit des Oocytenprotoplasmas dieser Zerfall nicht mit Sicherheit festzustellen (Fig. 44, Taf. XXII). Während des ganzen Wachstums der Oocyte sind jedenfalls die Centrosome nicht nachweisbar, um erst jetzt wieder inmitten dieses Schollenkranzes in Zweizahl aufzutauchen. Schon die Anordnung der Dotterschollen in zwei Gruppen (Figg. 95—97, Taf. XXIII) weist auf die Wirkung zweier Centra hin, die aber, wie erwähnt, erst im Stadium der Fig. 98, Taf. XXIII, dem Kern anliegend, sichtbar

werden. Die sie umgebenden Protoplasmaschollen, hier nur aus wenigen ringförmigen Gebilden bestehend, sind halbkugelförmig um die beiden Centrosome angeordnet. Eine Strahlung ist noch nicht zu bemerken. Diese tritt erst auf dem Stadium der Fig. 99 hervor, welche nur eines der beiden Centrosome im Schnitt getroffen zeigt. Es liegt in einer großen muldenförmigen Einbuchtung des Kernes, dessen Membran nicht mehr deutlich zu erkennen ist. Das Chromatin ist auf dem der Fig. 83, Taf. XXII, entsprechenden Stadium der äußersten Verdichtung angelangt. Sämtliche Nucleolen haben sich abgelöst. Es fanden sich in diesem Kern zerstreut im ganzen elf große, auf dem abgebildeten Schnitt nicht getroffene Nucleolen. Außerdem liegen noch zwei nucleolenartige Körper in der Nähe des Kernes. Der Chromatinballen liegt an dem lichten Hof, der während der ganzen Oocytenkernentwicklung das central im Kern gelegene Chromatin umgab. Wie erwähnt, bleibt dieser helle Hof auch während der Verdichtung des Chromatins bestehen (Figg. 82 u. 83, Taf. XXIII) und rückt mit dem Chromatinballen an die Peripherie des Kernes (Fig. 99, Taf. XXIII). Da die Kernmembran undeutlich geworden ist, hat es den Anschein, als ob bereits ein Teil des Chromatins außerhalb des Kernes läge.

Die oberflächliche, dichtere Protoplasmaschicht weist besonders von diesem Stadium ab zahlreiche dunkel gefärbte Körnchen auf, die sich besonders gut durch Fixierung in Herrmannscher Flüssigkeit darstellen lassen (Figg. 102 u. 104, Taf. XXIII). Sie färben sich mit Eisenhämatoxylin eigentümlich dunkelgrün. Da sie besonders gut bei Fixierung mit Osimumgemischen auftreten, könnte man sie für Fettröpfchen halten. Außerdem finden sich aber noch sehr große, stark dunkel gefärbte Kugeln hier und da im Dotter vor, über deren Entstehung ich nichts weiter anzugeben vermag, als daß sie zum allerkleinsten Teil wohl ausgestoßene Nucleolen sind. Vielleicht schreiben sie sich von dem aus dem Kern ausgetretenen Chromatin her und wären dann zu vergleichen mit den Resten der »amas vitellogènes« Van der Strichts (04) Figg. 33, 37, 38 r. Taf. II.

Schon auf dem Stadium der Fig. 99, Taf. XXIII, macht sich auch außerhalb des Schollenkranzes der centrierende Einfluß der Centrosome geltend, indem die dichteren Protoplasmapartien des Eies strangartig nach dem Centrosom, als ihrem Mittelpunkt, gerichtet sind.

Fig. 100, Taf. XXIII, zeigt uns das zu dem in Fig. 99, Taf. XXIII, abgebildeten Ei gehörige zweite Centrosom (mit Ocular 12 gez.). Es ist von einer zwei- bis dreifachen konzentrischen Schicht von Proto-

plasmaschollen umgeben. Diese sind in der Mehrzahl ringförmig, zeigen also eine centrale Vacuole. Einige Schollen aber im oberen Teil und an der rechten Seite sind schon zerfallen, und ihre Bruchstücke haben sich mit ihrer Längsachse in die vom Centrosom in äußerster Zartheit ausstrahlenden Radien eingestellt. Von einigen Schollen sieht man auch direkt dicke kurze Fortsätze nach dem Centrosom ausstrahlen, so daß die Vermutung naheliegt, daß die Substanz dieser Schollen in die Sphärenradien einbezogen wird, um so mehr, als mit dem Deutlicherwerden und dem Wachstum der Sphärenstrahlung die Schollenzone mehr und mehr schwindet (Figg. 103—104, Taf. XXIII). Der Schollenkranz war bisher nur halbkugelförmig ausgebildet (Fig. 100, Taf. XXIII). Die wenigen links liegenden Schollen sind bereits zum größten Teil zerfallen. Wie bei dem Schwestercentrosom (Fig. 99, Taf. XXIII), so macht sich auch hier der Einfluß des Centrosoms über die Schollenzone hinaus bemerkbar, indem das angrenzende Protoplasma eine äußerst zarte Strahlung aufweist.

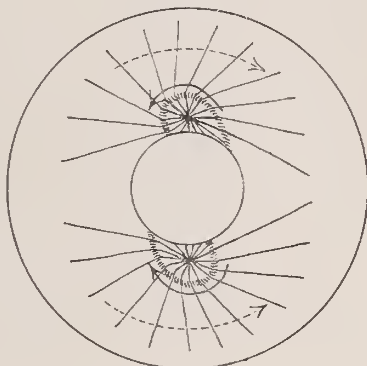
Bemerkenswert ist, daß die Schollenzone etwas asymmetrisch ausgebildet ist. So besteht der (auf Fig. 100, Tafel XXIII) oben gelegene Teil aus drei bis vier Lagen von Protoplasmaschollen, während der untere nur zwei koncentrische Schollenlagen aufweist. Dies beruht nicht etwa auf einem schrägen Schnitt, sondern wie später (Fig. 102, Taf. XXIII) noch klarer hervortreten wird, ist eine Asymmetrie der Schollenzone deutlich ausgebildet. Da wir auch eine Asymmetrie im Bau der Spindel finden werden (Fig. 103, Taf. XXIII), so ist es naheliegend, beides aufeinander zurückzuführen.

Die beiden in einer gemeinsamen Protoplasmainsel liegenden Centrosome rücken nun auseinander und nehmen dabei je einen einfachen Kranz von Protoplasmaschollen mit sich, die auch hier mit ihrer Längsachse in die Richtung der Sphärenstrahlung eingestellt sind (Fig. 101, Taf. XXIII). Das mit Boraxkarmin-Blochmann tingierte Präparat hat eine ganz charakteristische Färbung. Centrosom, der helle Hof innerhalb des Schollenkranzes und dieser selbst sind grün gefärbt und heben sich dadurch scharf von der violett gefärbten Protoplasmainsel ab. Das periphere, von zahlreichen Flüssigkeitsvacuolen durchsetzte Protoplasma hat sich ebenfalls grün tingiert.

Fig. 102, Taf. XXIII, zeigt das hieran sich anschließende Stadium der Oppositionsstellung der beiden Centrosome. Das Chromatin befindet sich auf einem der Fig. 80, Taf. XXII, entsprechenden Stadium. Die Konzentration der einzelnen Chromatinkugeln zu einem Ring ist

im Gange. Wir konstatieren hier die Tatsache, daß sich kleine zeitliche Differenzen in dem Ablauf der Chromatin- und Protoplasmaphasen finden, indem auf dem Stadium der Fig. 99, Taf. XXIII, wo beide Centrosome noch eng beieinanderliegen, schon eine der Fig. 83, Taf. XXII, entsprechende äußerste Chromatinverdichtung sich findet, während hier bei Oppositionsstellung der Centrosome erst das Vorstadium dieser Verdichtung vorhanden ist. Der Kern zeigt äußerst klar die körnige Struktur des Trophochromatins. Der Masse des propagatorischen (Idio-) Chromatins liegen zahlreiche Nucleolen dicht an. Ein Nucleolus ist schon an die Kernmembran gerückt, die an dieser Stelle eine klaffende Lücke aufweist. Auf einem andern Schnitt zeigt die Kernmembran dieses Eies an der entgegengesetzten Seite eine starke Einfaltung, die also der Zerreißung der Kernmembran voraufgehen dürfte. Eigentümlicherweise findet die Auflösung der Membran nicht dort statt, wo ihr die Centrosome anliegen.

Textfig. 2.



Die Centrosome weisen bei stärkster Vergrößerung mehrere Vacuolen auf. Sie sind unmittelbar umgeben von einem schmalen, dunklen Hof, der in einen größeren, helleren übergeht, in welchem man eine äußerst zarte Strahlung wahrnehmen kann. Hierauf folgt die dunkle, halbkugelige Zone der zerfallenden Protoplasmaschollen, deren Bruchstücke sich mit ihrer Längsachse radiär eingestellt haben, so daß diese Zone radiär fein gestrichelt erscheint.

Besonders wichtig scheint mir der in Hinsicht auf die centrale Lage der Centrosome asymmetrische Verlauf dieser Zone, deren Vorstellung dadurch erschwert wird, daß wir uns diese Asymmetrie nicht in einer Ebene, sondern körperlich zu denken haben. Bereits hier (Fig. 102, Taf. XXIII) bemerken wir, daß der Strahlenverlauf außerhalb der Schollenzone einen stumpfen Winkel mit der Strahlung innerhalb dieser Zone bildet. Die vom Centrosom ausgehenden Strahlen erfahren also in der Zone der Protoplasmaschollen eine Knickung. Diese Knickung kann auf zweierlei Weise hervorgerufen sein:

1. Könnte sie durch eine im Protoplasma in der Richtung der punktierten Pfeile (Textfig. 2, der Fig. 102, Taf. XXIII, entsprechend) erfolgende Strömung bewirkt werden, indem die Strahlen außerhalb

der Schollenzone durch diese Strömung mitgerissen würden, wobei aber die Schollenzone durch ihre größere Konsistenz die Ablenkung der Strahlen in ihrer ganzen Länge verhinderte, was zu einer Knickung der Strahlen in der Schollenzone führen müßte.

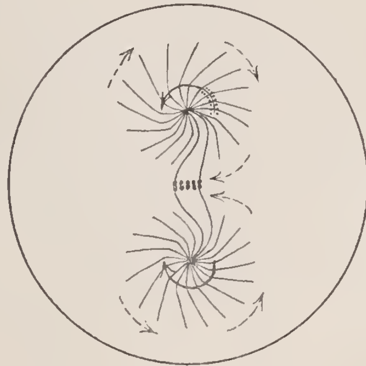
Derartige Strömungserscheinungen im Protoplasma wurden auch von R. v. Erlanger (97) kurz vor der Bildung der ersten Teilungsfurche im lebenden Nematodenei beobachtet. Er schreibt: »Während die Spindel die eben beschriebenen Veränderungen (Teilung der Äquatorialplatte) in ihrer Gestalt erfährt, gerät das Eiplasma von neuem in starke Strömungen, welche die Spindel in langsame pendelnde Bewegungen versetzen. Die Richtung der Strömungen ist von den Spindelpolen nach dem Äquator des Eies, und die Strömungen selbst erfolgen abwechselnd in der einen und der andern Eihälfte (Längshälfte). Nun tritt plötzlich auf der einen Seite des Äquators die erste Andeutung der Teilungsfurche auf, wobei deutlich beobachtet werden kann, wie die Strömung von den Spindelpolen nach dem Äquator verläuft, in die Anlage der Furche einbiegt und nach den Polen zurückkehrt. Derselbe Vorgang wiederholt sich in der andern Eihälfte, und augenblicklich durchschneidet die erste Teilungsfurche den ganzen Äquator.«

Die Strömungserscheinungen, die in unserm Falle die Knickung der Sphärenstrahlen hervorrufen könnten, scheinen mir aber nicht mit den v. Erlanger beschriebenen vergleichbar zu sein. Denn einmal ist, wie ich schon hier vorgreifend bemerken möchte, in der ausgebildeten ersten Richtungsspindel, unmittelbar vor der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers, diese Knickung der Sphärenstrahlen verschwunden, und andrerseits erfolgen die diese Knickung möglicherweise hervorrufenden Strömungen, wie auch die folgenden Stadien lehren, nie abwechselnd von den Spindelpolen nach dem Äquator des Eies zu verlaufend, wie bei dem sich teilenden Nematodenei, sondern immer nur in einer Richtung.

2. Aus der Einseitigkeit in der Knickung der Sphärenstrahlen und aus dem Umstande, daß die Knickung gerade in der Entfernung der Schollenzone erfolgt, könnte man vermuten, daß innerhalb der Schollenzone eine Kraft aktiv wird, die diese Knickung herbeiführt; und zwar müßten dann die aktivierten Kräfte bei beiden Sphären entgegengesetzt gerichtet sein (Textfig. 2. Pfeile in der Entfernung der Schollenzone). Daher verliefe diese Kraft bei dem unteren Centrosom der Fig. 102, Taf. XXIII, (Textfig. 2) in der Richtung des Uhrzeigers, während sie bei dem oberen Centrosom in entgegengesetzter

Richtung wirksam ist. Bereits in den Figg. 100 u. 101, Taf. XXIII, bemerken wir eine schwach ausgebildete Strahlung außerhalb des noch nicht in seine Bruchstücke zerfallenen Schollenkranzes. Eine Knickung der Strahlen tritt jedoch erst im Stadium der Oppositionsstellung der Centrosome auf. Die Sphärenstrahlen haben also schon eine gewisse Ausdehnung außerhalb des Schollenkranzes erlangt, wenn die die Drehung bewirkende Kraft einsetzt. Durch diese in der Gegend der Dotterschollen einsetzende Drehung werden besonders die in der Nähe der Drehungszone befindlichen Strahlenabschnitte beeinflußt, während die weiter entfernten die Drehung nicht so schnell mitmachen können. Hierdurch dürfte sich der scharf geknickte Verlauf der im übrigen geraden Strahlen erklären, wobei wir anzunehmen haben, daß diese schon vor dem Einsetzen der drehenden Kraft eine gewisse Starrheit erlangt haben. In gleicher Weise fand auch Prowazek (00), daß bei der Befruchtung des Seeigeleies die Strahlen infolge ihrer beständigen Natur bei der Wanderung des Spermacentrums wirbelartig umgebogen werden, und weiter fand Prowazek (02) »daß in degenerierenden Spermatocyten (*Astacus*) die Spindelfasern in auffallender Weise lange Zeit unversehrt bleiben, eine Erscheinung, die für eine bestimmt geartete solidere tatsächliche Fadennatur der Spindelfasern spricht.« Ferner scheint es mir sehr wahrscheinlich, daß der ganze innerhalb der Schollenzone befindliche Strahlenkomplex mit dem Centrosom in Verbindung steht, da er die erfolgende Drehung ganz gleichmäßig um das Centrosom als seinen Mittelpunkt mitmacht. Für eine direkte Berührung dieser Strahlen mit dem Centrosom spricht auch dessen äußerst feinzackige Oberfläche (Fig. 100, Taf. XXIII).

Textfig. 3.



Wie Fig. 103, Taf. XXIII und Textfig. 3 zeigen, dehnt sich diese Knickung im Sphärenapparat auch auf die eigentliche Spindel aus, die kurz nach ihrer Entstehung einen bogenförmigen Verlauf aufweist. Auch diese abweichende Ausbildung der Spindel könnte, wie auf dem vorhergehenden Stadium der Fig. 102, Taf. XXIII, hervorgerufen sein durch eine Strömung des Protoplasmas, die in der Richtung der

punktierten Pfeile (Textfig. 3) verlaufend, die ursprünglich gerade Spindel in der Gegend der Äquatorialplatte nach links zu herausdrängte.

Bei genauer Untersuchung bemerkt man aber, daß nicht eigentlich dieser äquatoriale Teil der Spindel nach links herausgedrängt ist, sondern daß die in der Entfernung der Dotterschollen liegenden Partien der beiden Spindelhälften nach rechts gezogen sind (siehe Pfeile), in gleicher Weise wie auch die von einem dunklen Hof umgebenen Centrosome eine in dieser Richtung gekrümmte Strahlung, die wie in Fig. 102, Taf. XXIII, in beiden Sphären einen entgegengesetzten Verlauf nimmt, aufweisen. Die Knickung der Sphärenstrahlen ist aber in Fig. 103, Taf. XXIII, nicht mehr so scharf auf eine Stelle lokalisiert wie in Fig. 102, Taf. XXIII. Sie verwischt sich also etwas beim Schwinden des Schollenkranzes und seiner Bruchstücke. An dem oberen Centrosom (Fig. 103 und Textfig. 3) sind rechts noch Reste des Schollenkranzes in Gestalt körnchenartiger Bruchstücke zu erkennen. Da wir schon auf Fig. 100, Taf. XXIII, sahen, daß dieser Schollenkranz in bezug auf die Menge der ihn zusammensetzenden Schollen asymmetrisch gebaut war, so ist die Annahme naheliegend, daß, bei gleichmäßiger Auflösung dieser Schollen, sich an der Stelle der größten Schollenanhäufung (Fig. 100, rechts oben) auch die letzten Reste finden werden. Demnach fände die Ablenkung der beiden Spindelhälften vom geraden Schema nach der Richtung hin statt, in der sich im Schollenkranz die größte Anzahl der Protoplasmaschollen fände. Da also

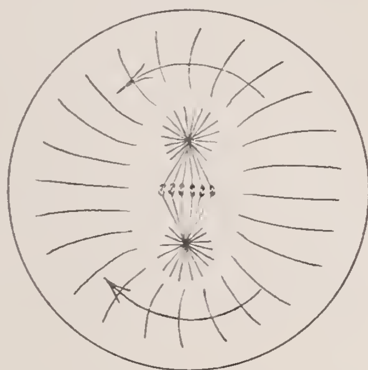
1. die Knickung der Sphärenstrahlen in der Schollenzone liegt, und da
2. die Ablenkung der beiden Spindelhälften vom ursprünglich geraden Verlauf jedenfalls nach der Seite der größten Schollenanhäufung hin erfolgt,

so erscheint es nicht unmöglich, daß diese Knickung der Sphärenstrahlung und die Ablenkung der beiden Spindelhälften auf eine innerhalb der Schollenzone aktivierte Kraft zurückzuführen ist, und daß die Richtung dieser Kraft bedingt ist durch die Asymmetrie der Schollenzone.

Das schon in Fig. 103, Taf. XXIII, eingeleitete Abnehmen der Knickung der Sphärenstrahlung ist vollständig durchgeführt im Stadium der Fig. 104, Taf. XXIII (siehe auch Textfig. 4), in welchem sowohl die Sphärenstrahlen als die Spindelfasern einen geradlinigen Verlauf angenommen haben. Dagegen zeigt jetzt das übrige Ei-

protoplasma eine leichte bogenförmige Anordnung, und zwar läßt sich an der in den beiden Eihälften entgegengesetzt gerichteten Anordnung, die mit der früher beschriebenen der Sphärenstrahlen übereinstimmt, auch jetzt noch eine Fortwirkung der früher wirksamen Kräfte erkennen. Diese bogenförmige Anordnung des ganzen Protoplasmas ist auch äußerlich am Ei sichtbar und bereits von JJIMA (1882) als »Spiralaster«-Figur beschrieben worden. Desgleichen fand sie SUKATSCHOFF (1903), und zwar in zwei nebeneinanderliegenden Furchungszellen von *Nephelis*. SUKATSCHOFF nimmt daher an, »daß beide Zellen, die diese Erscheinung (der spiraligen Krümmung der Sphärenstrahlen) zeigen, sich derartig gegeneinander verschieben, daß sie, um ihre parallelen Spindelachsen sich drehend, ihrer Berührungsfläche entlang gleiten (etwa wie zwei ineinandergreifende Zahnräder)«, so daß »sich die beiden Zellen in verschiedenem Sinne drehen. Nehmen wir nun ferner an — was a priori nicht ausgeschlossen erscheint —, daß die äußere plasmatische Schicht der Zelle in sich eine größere Kohäsion besitzt als das innere Plasma, so müssen natürlich die vorher gerade verlaufenden Strahlen in der Richtung der Drehung spiralig gedreht werden.« »Es sei allerdings nicht verhehlt, daß solche ‚Spiralaster' auch an einzelnen Eizellen, z. B. bei der Bildung der Richtungskörperchen und der ersten Furchungsspindel beobachtet worden sind, wofür diese Erklärungsweise nicht möglich wäre.« Ich vermute, daß aber auch für die von SUKATSCHOFF angegebenen Stadien (von zwei nebeneinanderliegenden Furchungszellen) dieser Erklärungsversuch umgangen werden kann. Die beiden in Fig. 10 [bei SUKATSCHOFF (1903)] nebeneinanderliegenden Zellen, deren jede eine ausgebildete Spindel besitzt, können ganz zufällig eine (bei seitlicher Ansicht) entgegengesetzt gerichtete Anordnung der Sphärenstrahlung haben; die Ursache der Drehung der Strahlen braucht nicht, wie SUKATSCHOFF annimmt, in der gegenseitigen Verschiebung der beiden Zellen gegeneinander zu liegen, sondern ist nach meiner Vermutung auch bei diesen beiden Furchungszellen auf die Wirkung der die Centrosome umgebenden Schollen-

Textfig. 4.



zonen zurückzuführen. Letztere sind allerdings von Sukatschoff nicht dargestellt, was uns aber nicht Wunder nimmt, da sie bei der Kleinheit der Furchungszellen und besonders bei Totalpräparaten junger Embryonen leicht übersehen werden können. Man könnte sie indessen in Fig. 10 in der oberen Zelle D [1] nach der Zeichnung vermuten.

Auf dem Stadium unsrer Fig. 104, Taf. XXIII, ist der Kranz der Protoplasmaschollen vollkommen verschwunden, während das ganze übrige Plasma eine bogenförmige Anordnung zeigt. Es ist deshalb auch leicht möglich, daß Sukatschoff diese Stadien der vollkommen ausgebildeten Spindel vor sich gehabt hat, auf denen der Schollenkranz bereits zurückgebildet war.

Außer dem geraden Verlauf der eigentlichen Spindel ist in bezug auf Fig. 104 noch bemerkenswert, daß die erste Richtungsspindel bereits während ihrer Lage im Eimittelpunkt — also vor ihrer Wanderung an die Eiperipherie — eine beträchtliche Verkürzung erfährt.

Wir haben also hier in den dunkelgefärbten »Protoplasmaschollen« und der aus ihnen gebildeten Zone besondere Organellen vor uns, die in enge Beziehung zu den beiden Centrosomen der ausgewachsenen Oocyte treten. Wir sahen, wie sich die einzelnen »Schollen« aus einer Anzahl spezifischer Körnchen zusammensetzten, und wie schließlich die Substanz des »Schollenkranzes« ganz und gar in die Sphärenstrahlung aufging. Woher nun in letzter Linie die die Schollen zusammensetzenden spezifischen Mikrosomen stammen, vermag ich nicht anzugeben. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß sie in irgend einem Zusammenhang mit den aus dem Kern herausdiffundierten staubförmigen Chromidien stehen, vielleicht im Plasma herangewachsene »pseudochromosomenartige« Chromidien darstellen, die aber nicht, wie beim Säugetierei zur Dotterbildung dienen [van der Stricht (1904)], sondern substantiell in die Sphärenstrahlung aufgehen.

Schließlich könnten sie sich aber auch unter dem Einfluß der bis dahin noch nicht darstellbaren Centrosome aus dem feinwabigen Plasma herausdifferenzieren und so eine Art »Archoplasma« [Boveri (1888)] darstellen, mit dem sie noch das Gemeinsame hätten, daß sie sich auch besonders schön durch Fixation mit starken Essigsäuregemischen von dem übrigen Protoplasma isolieren ließen. Im übrigen unterscheiden sich die fraglichen Schollen bei *Nephelis* aber in vielen Punkten vom Archoplasma Boveris. Dieses soll als morphologisch abgegrenztes Gebilde zuerst während der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers auftreten und sich um das eingedrungene Sperma-

tozoon gruppieren. Die im Archoplasma auftretenden Centrosome stammen also von dem eingedrungenen Spermatozoon her. Bei *Nephelis* dagegen treten die Schollen mit den beiden Oocytencentrosomen in Verbindung und sind bei völliger Ausbildung der ersten Richtungsspindel schon wieder vollkommen verschwunden. Zu beachten sind ferner die morphologischen Unterschiede, insofern als das körnige »Archoplasma« Boveris direkt an die Centrosome herantritt, während die »Protoplasmakörnchen« bei *Nephelis* zu Schollen verschmelzen, die in einer Entfernung von 8—10 μ vom Centrosom um dieses eine halbkugelige, bzw. kugelige Zone bilden. Erst diese Schollen zerfallen dann in die Bruchstücke, die mit der Sphärenstrahlung in Verbindung treten.

Im Stadium ihrer höchsten Ausbildung möchte ich die Schollenzone am ehesten mit dem von Vejdovsky und Mrázek (1903) in der Furchungsspindel von *Rynchelmis* beschriebenen »Mikrosomenstratum« (siehe Fig. 36, Taf. XXI bei Vejd.) vergleichen. Denn nach Vejdovsky und Mrázek handelt es sich bei diesem »Mikrosomenstratum« nicht um gewöhnliche »Mikrosomen, d. h. um einfache punktförmige Körnchen, sondern man hat es mit verschieden großen Gebilden zu tun. Starke Vergrößerungen weisen nämlich darauf hin, daß die größeren Körperchen aus einer großer Anzahl eigentlicher Mikrosomen gebildet sind und also Mikrosomenknötchen vorstellen, wie wir dieselben in der Gerüstsubstanz des Eies hervorgehoben haben.«

Hier wären auch noch zum Vergleich heranzuziehen die von Heidenhain (1894) bei Leukocyten beschriebenen konzentrisch angeordneten Schichten — allerdings einfacher — Mikrosomen.

Wir haben die Entwicklung des Oocytenkernes bis zu dem Punkte verfolgt, wo sich das propagatorische (Idio-) Chromatin zu einem soliden Ballen zusammengezogen hatte, während das Trophochromatin in Form feinster Körnchen im Kernraum verteilt war. Hier findet sich nun in meiner Untersuchung eine Lücke, indem es mir nicht gelang, das Stadium zu finden, in welchem sich aus dem soliden Chromatinballen die die Äquatorialplatte zusammensetzenden Chromosome entwickeln. Wir fanden den ausgebildeten Chromatinballen im Stadium der Fig. 99, Taf. XXIII, deren Kernmembran wahrscheinlich schon geschwunden war. Fig. 102, Taf. XXIII, in der die Centrosome schon die Gegenpolstellung erreicht haben, zeigt noch die ringförmige Vorstufe dieser äußersten Chromatinverdichtung. Die Konzentration des Chromatins zu einem soliden Ballen und der Zerfall dieses Ballens in die Chromosome muß also äußerst schnell vor

sich gehen, da in Fig. 102, Taf. XXIII, die Kernmembran schon gerissen ist und die in Oppositionsstellung befindlichen Centrosome schon eine gut sichtbare Strahlung ausgebildet haben, die deutlich den beschriebenen geknickten Verlauf nimmt.

Die Äquatorialplatte wird von acht biskuitförmigen Chromosomen gebildet, deren Größe bei einer und derselben Platte ziemlich verschieden ist (Fig. 103a). Die Biskuitform, die eine auf diesem Stadium noch nicht durchgeführte Querteilung andeutet, weist darauf hin, daß wir es hier mit bivalenten Chromosomen zu tun haben; daß also die Zahlenreduktion nur eine scheinbare ist, indem je zwei Chromosome (die Normalzahl beträgt 16) mit ihren Enden verklebt sind, so daß wir acht bivalente Chromosome von dem Schema $\frac{a}{b}$ haben. Die gleiche Endverklebung zweier Chromosome konnten wir bereits während der Rekonstruktionsphasen der Oogonientochterkerne nachweisen, so daß wir bereits hier, wie später im Oocytenkern, die reduzierte Zahl von acht (bivalenten) Chromosomen hatten. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß jedes bivalente Chromosom der ersten Richtungsspindel aus den beiden schon im Oogonienkern — wie wir annahmen — konjugierten väterlichen und mütterlichen Chromosomen besteht.

Kurz vor der ersten Reifungsteilung erfahren die acht bivalenten Chromosome eine Längsteilung (Fig. 103*b*). Wir erhalten daher acht Tetraden, die durch eine Quer- und eine Längsteilung entstanden sind, und denen mithin das Schema $\frac{a \mid a}{b \mid b}$ zukommt. Unsre acht Vierergruppen stellen sich nun so in die Äquatorialplatte ein, daß ihr Längsspalt in die Spindelachse, ihr Querspalt in die Äquatorialebene fällt. In Fig. 103*a* sind sechs Tetraden von der Schmalseite, zwei von der Fläche zu sehen; letztere bilden bei E.H.-Färbung eine einheitlich verbackene, vierseitige Platte. Bei Hämatoxylinfärbung nach Delafield kann man aber sehr gut erkennen, wie sich die Tetraden mit ihrem deutlichen Längsspalt in die Spindelachse einstellen (Fig. 103*b*, Taf. XXIII).

Die durch die Biskuitform angedeutete Querteilung wird in der ersten Reifungsteilung durchgeführt, so daß also die Schwesterelemente *a* | *a* von den Schwesterelementen *b* | *b* getrennt werden nach dem Schema $\frac{a \mid a}{b \mid b}$. Die erste Richtungsteilung ist demnach als Reduktionsteilung aufzufassen. So sieht man in Fig. 104*a* (ganz

rechts) zwischen den auseinanderweichenden, quergeteilten Chromosomenhälften einen feinen Spalt auftreten, während die nach demselben Pole zu gerichteten Schwesterchromosome mit ihren polaren Enden verbacken erscheinen. Daher geht die Reduktionsteilung der Äquationsteilung voran, und die erste Richtungsteilung ist als Präreduktionsteilung zu bezeichnen, wie sie zuerst von KORSCHELT (1895) bei *Ophryotrocha* beobachtet wurde.

Die zweite Reifungsteilung findet erst nach der Eiablage statt und wurde deshalb nicht beobachtet. Wir können jedoch mit Sicherheit annehmen, daß die zweite Reifungsteilung eine Äquationsteilung ist, d. h. die Schwesterelemente *b* | *b* voneinander trennt. Es bleiben dann nach der zweiten Richtungsteilung im Ei acht Chromosome zurück, die mit den acht vom Spermakern gelieferten Chromosomen die Normalzahl 16 ergeben. Es verlaufen demnach bei *Nephelis* die Reifeteilungen nach dem hetero-homöotypischen Schema GRÉGOIRES (1905).

Fig. 104, deren Äquatorialplatte in Fig. 104*a* bei starker Vergrößerung reproduziert ist, zeigt das am weitesten vorgeschrittene Teilungsstadium, welches ich im Ovarium beobachtete. Es fand sich noch innerhalb des Follikels im Eistrang, während sonst die Äquatorialplatte der freigewordenen Eier der in Fig. 103*a* und *b*, Taf. XXIII, dargestellten entspricht. Das Ei der Fig. 104, Taf. XXIII, hatte sich bereits in seiner Dotterhaut zusammengezogen, ein eingedrungenes Spermatozoon konnte jedoch nicht gefunden werden.

Die abgelösten Eier sammeln sich in dem erwähnten uterusähnlichen Endabschnitt des Ovarialschlauches. Dort trifft man sie mit ausgebildeter, verkürzter, nicht gebogener erster Richtungsspindel, die in einer wandständigen Protoplasmainsel des stark vacuolären Eies liegt (Fig. 2, Taf. XX, Zone 4), zu zehn und mehr beieinander. Es scheint demnach das Stadium der ersten Richtungsspindel ein Ruhestadium zu sein, auf dem die Eier verharren, bis der für ihre Ablage und Befruchtung günstige Moment gekommen ist, wie ein derartiges Ruhestadium auf gleicher Entwicklungsstufe z. B. auch für *Ophryotrocha* [KORSCHELT und HEIDER (1902)] festgestellt worden ist. Die Ausstoßung der Richtungskörper sowie die Befruchtung selbst erfolgt unmittelbar nach der Eiablage [siehe BÜTSCHLI (1876) und O. HERTWIG (1877)].

Zum Schluß sei es mir gestattet, Herrn Prof. Dr. O. BÜTSCHLI für das lebhafte Interesse und die Hilfe, die er mir bei meiner Arbeit in reichem Maße erwiesen hat, meinen wärmsten Dank

auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Prof. A. Schuberg für mehrfache Unterstützung zu aufrichtigem Danke verpflichtet. Für wertvolle theoretische Ratschläge danke ich auch an dieser Stelle Herrn Privatdozent Dr. R. Goldschmidt.

Literaturverzeichnis.

Born, G. (94). Die Struktur des Keimbläschens von Triton taeniatus. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. 43.

Boveri, Th. (1887, 1888, 1905). I., II., V. Heft der Zellenstudien. Jena.

—— (04). Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.

Bütschli, O. (76). Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle usw. Abh. Senk. Ges. Frankf. 10. Bd.

Carnoy, J. B., et Lebrun, H. (1897—1903). La Cytodiérèse de l'œuf. La Cellule.

Cholodkowsky, N. (92). Zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dipteren. Zool. Anz. Bd. XV.

—— (94). Zur Frage über die Anfangsstadien der Spermatogenese bei den Insekten. Zool. Anz. Bd. XVII.

—— (00). Zur Frage über den Bau des Insektenhodens. Trav. Soc. Imp. Nat. St. Pétersbourg. T. XXX.

Chubb, G. (06). The growth of the oocyte in Antedon. Philos. Trans. R. Soc. London. S. B. Bd. 198.

Duesberg, J. (1908). Les divisions des Spermatocytes chez le Rat. Arch. f. Zellforsch. I. Bd.

Erlanger, R. v. (97). Beobachtungen über die Befruchtung und die ersten zwei Teilungen an den lebenden Eiern kleiner Nematoden. Biol. Centralbl. Bd. 17.

Fick, R. (99). Über die Eireifung bei Amphibien. Verh. d. Nat. Ges. in Tübingen.

—— (05). Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. für Anat. u. Physiol.

Goldschmidt, R. (02). Untersuchungen über die Eireifung usw. bei Polystomum integerrimum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 71.

—— (04). Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Bd. XXI.

Grégoire, V. (05). Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. La Cellule. T. 22.

Grünberg, K. (03). Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss, Zool. 74. Bd.

Häcker, V. (92). Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb. Bd. V.

—— (95). Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 45.

—— (99). Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.

—— (07). Die Cromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebn. u. Fortschr. der Zool. von Spengel. I. Band. I. Heft. Jena.

Hartmann, M. (02). Studien am tierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung bei Asterias glacialis. Zool. Jahrb. Bd. XV.

HEIDENHAIN, M. (94). Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. 43.

HERTWIG, O. (77). Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Morphol. Jahrb. Bd. III.

HERTWIG, R. (08). Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch. I. Bd.

JJIMA, J. (82). On the origin and growth of the eggs and eggstrings in Nephelis etc. Quarterly Journ. of mikrosk. Sc. Bd. 22.

KORSCHELT, E. (95). Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60.

KORSCHELT und HEIDER (02). Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil.

LEYDIG, FR. (88). Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustand. Zool. Jahrb. Bd. III.

LUBOSCH, W. (01). Über die Eireifung der Metazoen usw. Ergebn. der Anat. u. Entw. Bd. XI.

MARCUS, H. (06). Ei- und Samenreife bei Ascaris canis. Arch. für mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 68.

MARÉCHAL, J. (04). Über die morphol. Entwicklung der Chromosomen des Keimbläschens des Selachiereies. Anat. Anz. Vol. 25.

—— (05). Über die morphol. Entwicklung der Chromosomen im Teleostierei. Anat. Anz. Vol. 26.

—— (06). Sur l'ovogénèse des Selaciens etc. La Cellule. T. 24.

MEVES, FR. (95). Über eigentümliche mitotische Prozesse in jungen Oocyten von Salamandra maculosa. Anat. Anz. Bd. X.

MONTGOMERY, T. H. (98). The Spermatogenesis in Pentatoma up to the Formation of the Spermatide. Zool. Jahrb. Bd. 12.

—— (00). The Spermatogenesis of Peripatus balfouri up to the Formation of the Spermatid. Zool. Jahrb. 14. Bd.

—— (04). Some Observations and Considerations upon the Maturation Phenomena of the Germ Cells. Biol. Bull. 6.

—— (05). The spermatogenesis of Syrbula and Lycosa with general considerations upon chromosome reduction and the heterochromosomes. Proc. of the Acad. of Sciences. Philadelphia.

POPOFF, M. (08). Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellforschung. I. Bd.

PROWAZEK, S. v. (00). Versuche an Seeigeleiern. Zool. Anz. Bd. 23. S. 360.

—— (02). Ein Beitrag zur Krebsspermatogenese. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 71.

RÜCKERT, J. (92). Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies der Selachier. Anat. Anz. Bd. VII.

SELENKA, G. (81). Über eine eigentümliche Art der Kernmetamorphose. Biol. Centralbl. Bd. 1.

SUKATSCHOFF, B. (03). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 73.

TOYAMA, (94). On the spermatogenesis of the silk worm. College of Agriculture. Bull. Vol. II. No. 3. Tokio.

VALETTE ST. GEORGE, A. v. LA (97). Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner. Arch. f. mikr. Anat. 50. Bd.

VAN DER STRICHT, O. (94). De l'origine de la figure achromatique de l'ovule en mitose chez le Thysanozoon Brochi. Verh. der anatom. Gesellsch. Straßburg.

Vejdovsky. 04. La structure de l'œuf des Mammifères: l'ovocyte au stade de l'accroissement. Arch. de Biol. Bd. 21.
—— 05. La structure de l'œuf des Mammifères. Seconde partie. Bulletin de l'Académie Royale de Médecine de Belgiqne.
—— 88. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchnngen. I. Lief. Prag.
—— u. Mrazek, A. 03. Umbildnng des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw. Bd. 62.
—— 07. Neue Untersuchnngen über die Reifung und Befruchtung. Verh. der K. böhm. Gesellsch. der Wissensch. Prag.
Verson, E. 89. La spermatogenesi nel Bombyx mori. Padova.
—— 94. Zur Spermatogenesis bei der Seidenraupe. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58.
Waldeyer, W. 03. Die Geschlechtszellen. In O. Hertwig, Handbuch der vergl. u. experim. Entwg. der Wirbeltiere.
Winiwater, H. v. 00. Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères. Arch. de Biol. T. XVII.
Woltereck, R. 98. Zur Bildnng und Entwicklung des Ostrakodeneies usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 64.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

Am, Amphinucleolus.
br, Chromatinbrocken, die letzteu Reste des degenerierenden Chromatins.
cr. Chromatinballeu.
eF, entleerter Follikel.
F, Follikel.
gs. änßere Grenzschicht der *Spongiosa*.
K. Kern der großen Faserzelle.
M. Mündungen der paarigen Ovarialschläuche.
n. Nucleolus.
n.z.o. Nester zerfallener Oocyten.
Oog. Oogonien.
Sp. *Spongiosa*.
U. Uterusartige Erweiterung der Ovarialschläuche. Auf dem Präparat, das zu Beginn der Laichzeit hergestellt wurde, wenig ausgebildet.
Z. große Faserzelle im Oogonienlager.
zg. Zwischengewebe.
zk. Zwischengewebskerue.

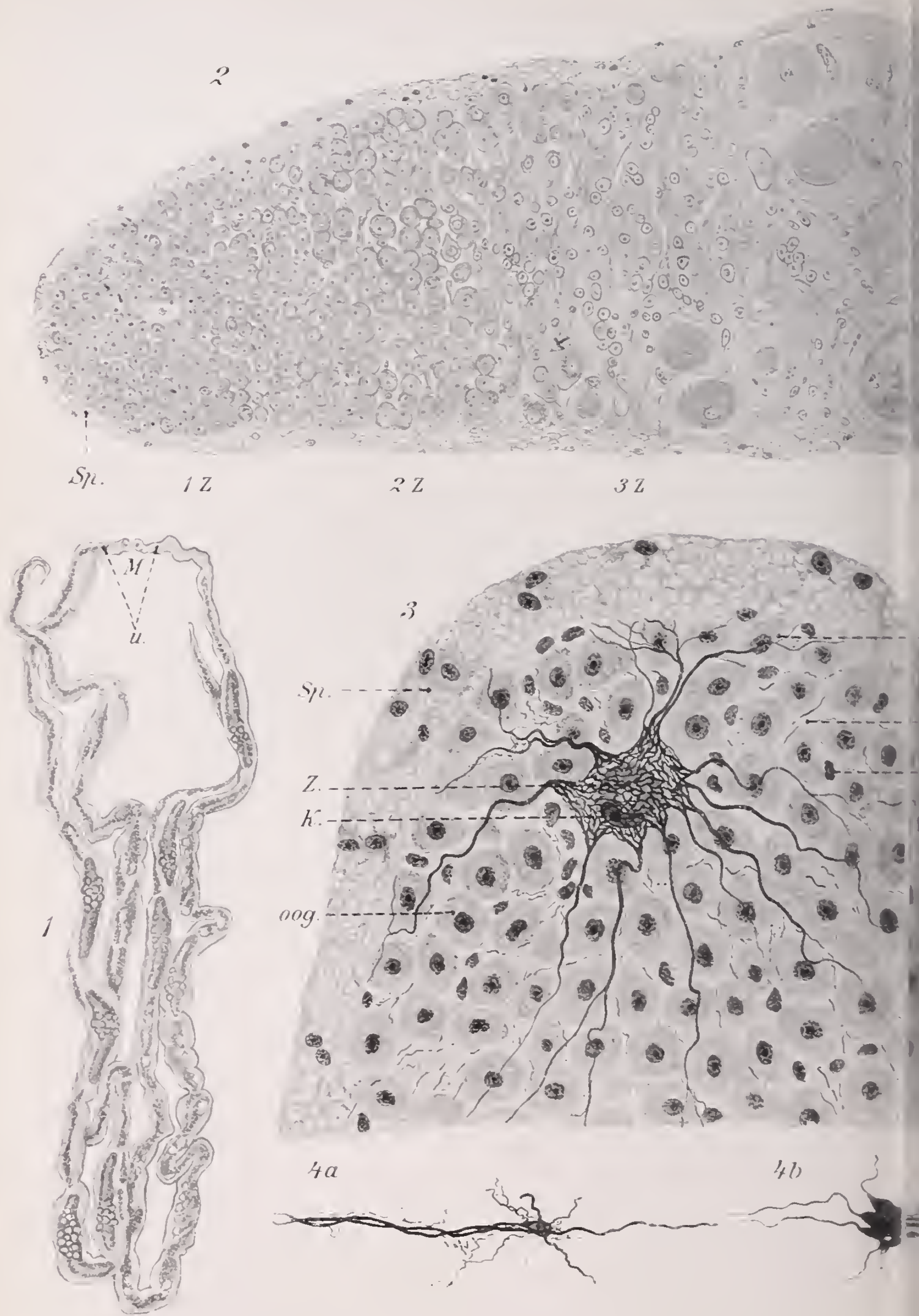
Tafel XX.

Sämtliche Figuren bei der angegebenen Vergrößerung auf der Höhe des Mikroskoptisches gezeichnet. Fig. 1 und 2 nach Sublimat-Eisessigpräparateu (Färbuug: Alaunkarmin und Delafields Hämatoxylin). Fig. 3—8 nach mit Herrmanns Lösung behandelten Präparaten (Färbung: Eisenhämatoxylin).

Fig. 1. Totalausicht des Ovariums bei einem vom Rücken her geöffneteu Tier. Vergr. ca. 10.

Fig. 2. Übersichtsbild des Eistrauges mit seinen fünf Zonen. Vergr. ca. 100.

Fig. 3. Große Faserzelle im Oogonienlager. Vergr. ca. 500.


2
Sp.
1 Z
2 Z
3 Z
M
u.
1
3
Sp.
Z.
K.
oog.
4a
4b

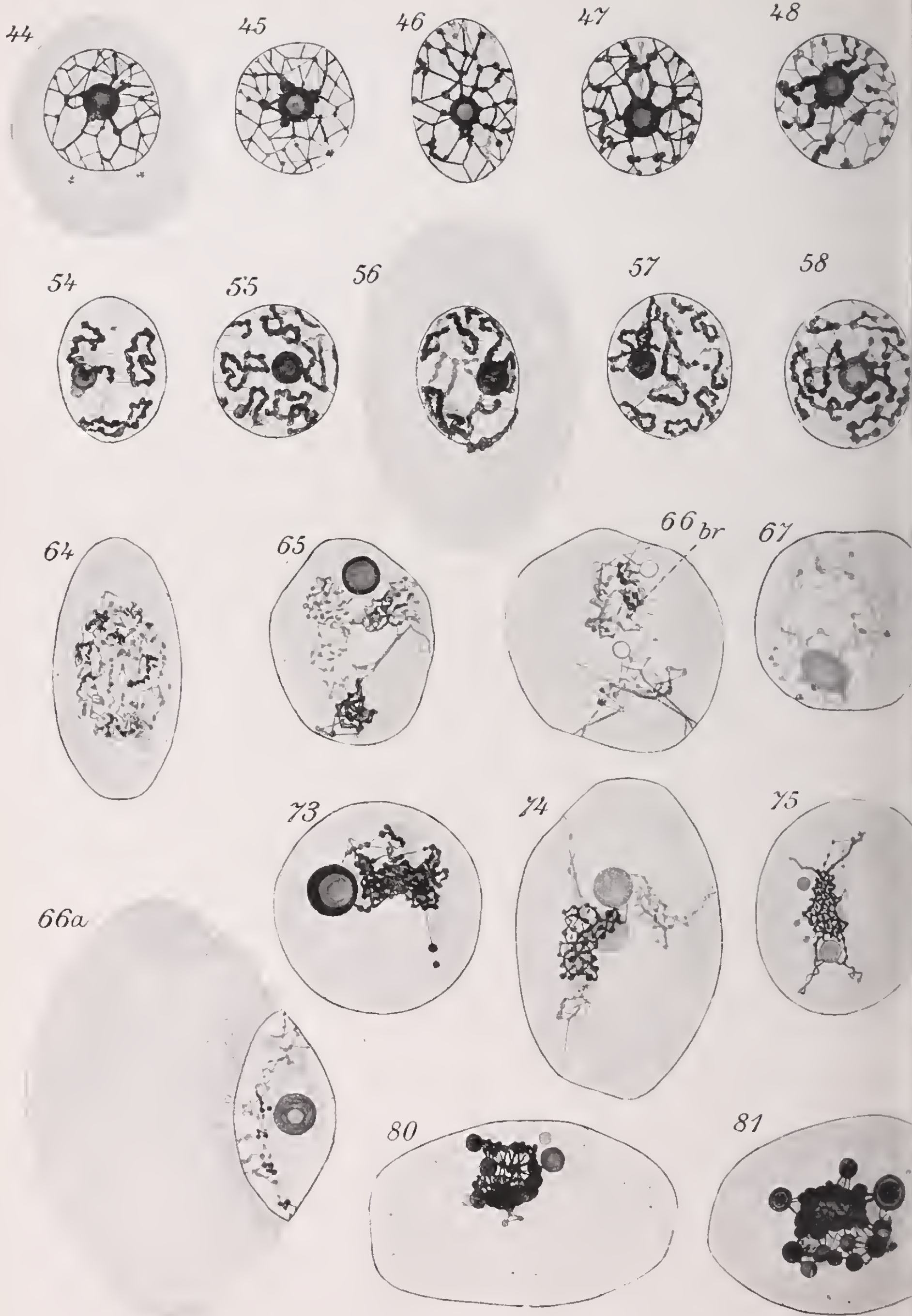


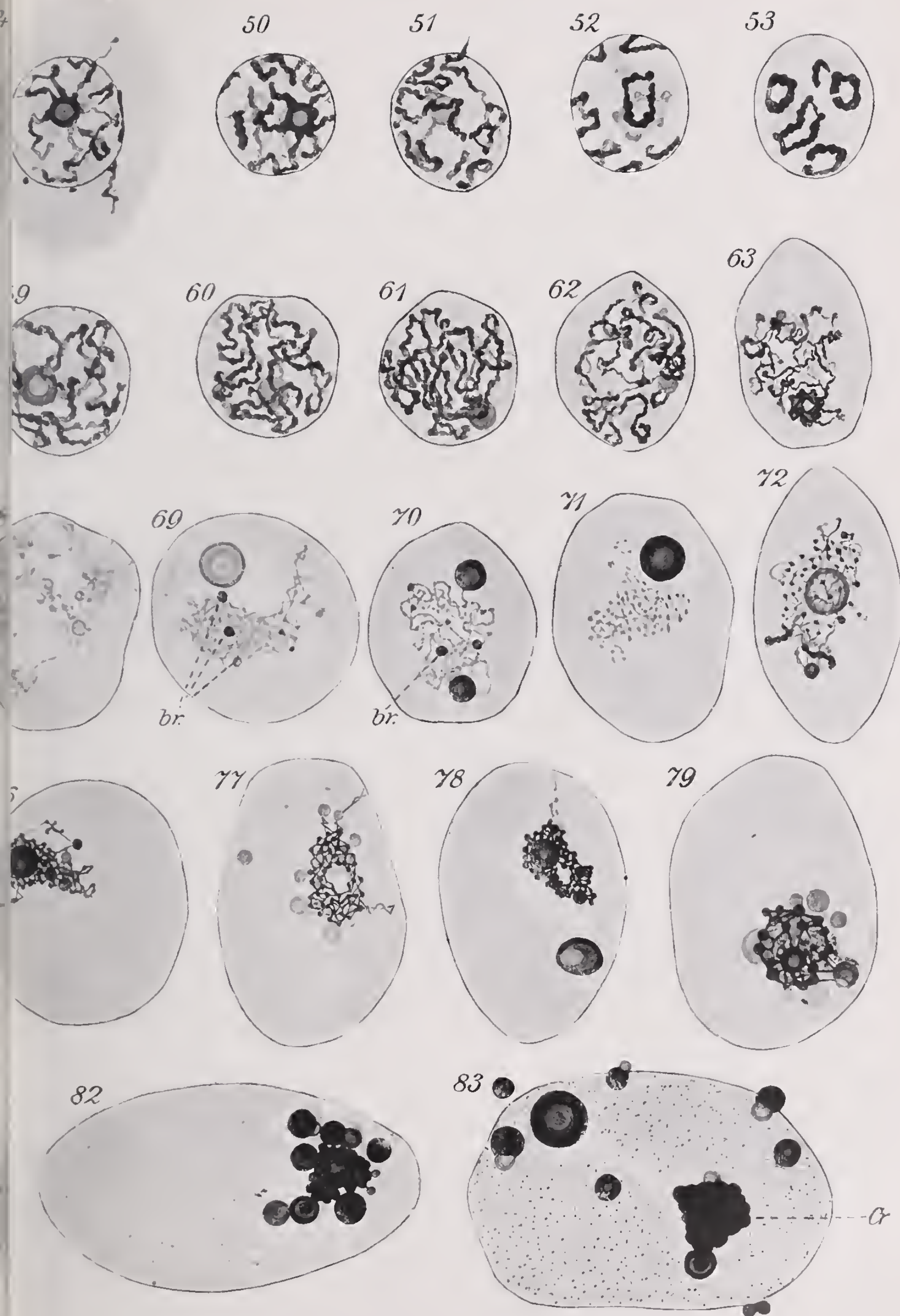
elmann in Leipzig.

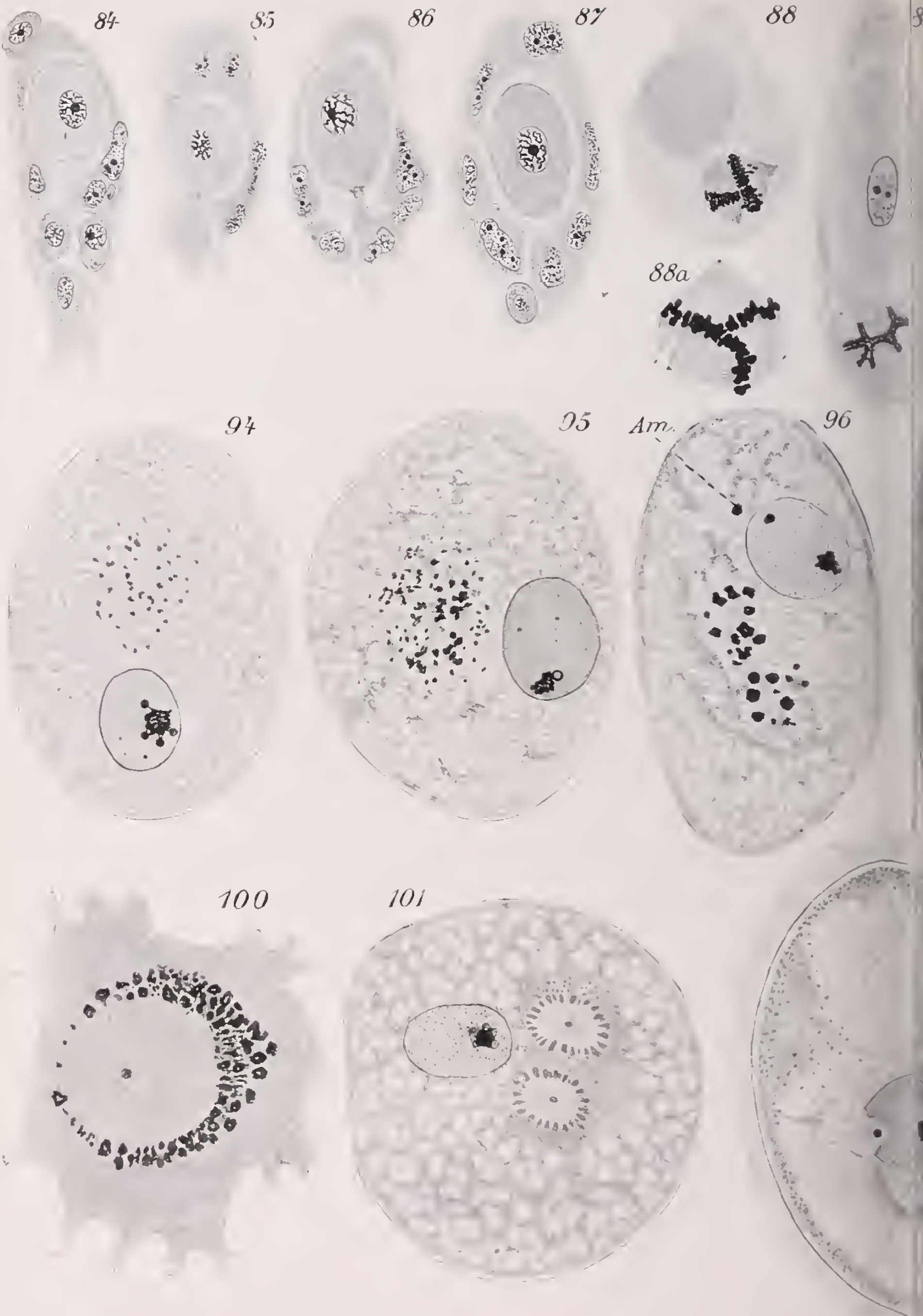


M. Jörgensen gez.


12
1
4
5
7
19
20
21
22
28
29.
30
31
32
41
42.
43
40


44
45
46
47
48
54
55
56
57
58
64
65
66 br
67
73
74
75
66a
80
81


50
51
52
53
60
61
62
63
69
70
71
72
br.
br.
77
78
79
82
83
Cr


84
85
86
87
88
8.
88a
94
95
Am.
96
100
101

90 91 92 93

97 98 99

103a 104a

102 103 104

103b

…ann in Leipzig.

Fig. 4a und 4b. Kleine Faserzellen. Vergr. ca. 1500.
Fig. 5. Oberflächenansicht eines Follikels. Vergr. ca. 500.
Fig. 6. Durchschnittener Follikel. Vergr. ca. 250.
Fig. 7. Querschnitt durch die Follikelzone. Vergr. ca. 100.
Fig. 8. Querschnitt durch die Reifeizone. Vergr. ca. 100.

Tafel XXI.

Sämtliche Figuren nach Sublimat-Eisessig (5%)-Präparaten bei Boraxkarmin-Blochmannfärbung. Fig. 9—12 bei der angegebenen Vergrößerung; Fig. 13—43 bei 2250facher Vergrößerung auf der Höhe des Mikroskoptisches gezeichnet.

Fig. 9. Oogonienlager (1. Zone) mit der »großen Faserzelle«. Vergr. ca. 500.

Fig. 10. Querreihen der Oocyten (2. Zone). Vergr. ca. 500.

Fig. 11. Teil der 3. Zone mit Follikelbildung. Amitotische Vermehrung der Follikelkerne. Vergr. ca. 500.

Fig. 12. *Spongiosa*. Vergr. 1500.

Fig. 13—32. Oogonien.

Fig. 13—14. Teilung des Centrosoms. Nucleolus mit Vacuolen.

Fig. 15—16. Wanderung des Chromatins.

Fig. 17. Unregelmäßige Verteilung des Chromatins.

Fig. 18. Die Acht-Zahl der vom Nucleolus ausstrahlenden Fäden mit ihren Chromomeren.

Fig. 19—21. Konzentration der Chromomeren. Allmählicher Schwund des Nucleolus und der Kernmembran.

Fig. 22—23. Höchste Chromomerenverdichtung vor der Äquatorialplatte.

Fig. 24. Junge tonnenförmige Spindel. Schwund der centrosomalen Substanz.

Fig. 25. Ausgebildete Spindel.

Fig. 26. Äquatorialplatte.

Fig. 27—28. Auseinanderrücken der Tochterplatten. Wachstum der Centrosomen.

Fig. 29. Acht Schleifen, aus je zwei konjugierten Chromosomen gebildet, in der Kernvacuole.

Fig. 30. Auftauchen des Nucleolus innerhalb des sich konzentrierenden Chromosomenhaufens.

Fig. 31. Gemeinsamer Ballen der Chromosomen, dem neugebildeten Nucleolus anliegend.

Fig. 32. Beginn der Rekonstruktion.

Fig. 33—34. Die acht chromosomenartigen Stränge sind aus je zwei konjugierten Chromosomen zusammengesetzt, die eine Unterteilung in je zwei Chromomere aufweisen.

Fig. 35—37. Allmähliche Wanderung der Chromatinsubstanz auf das achromatische Fasernetz.

Fig. 38. Zwei rekonstruierte Tochterkerne in einer Zelle.

Fig. 39. Ruhender junger Oocytenkern.

Fig. 40—43. Junge Oocytenkerne mit zwei Nucleolen.

Tafel XXII.

Figuren 44—74 bei 2250facher, Figuren 75—83 bei 1500facher Vergrößerung auf der Höhe des Mikroskoptisches gezeichnet. Figuren 44—52, 54—64, 79—83 nach Sublimat-Eisessig (20%)-Präparaten. Figuren 53, 65—78 nach Herrmanns Präparaten. Färbung: Eisenhämatoxylin.

Fig. 44—53. I. Phase. Ausbildung der Ringe.

Fig. 44. Ruhender junger Oocytenkern. Zerfall der Centrosomen.

Fig. 45—47. Das Chromatinwachstum beginnt am Nucleolus und breitet sich über das Kernnetz aus.

Fig. 48. Vom Nucleolus ausstrahlende Chromatinbahnen.

Fig. 49. Die acht vom Nucleolus strahlig ausgehenden Chromatinschleifen sind aus je zwei konjugierten Chromosomen zusammengesetzt (Chromidien).

Fig. 50—51. Ablösung dieser Schleifen vom Nucleolus und ihr Zusammenschluß zu ringförmigen Figuren.

Fig. 52—53. Auseinandergezogene und kompakte Ringfiguren, je zwei konjugierter Chromosome.

Fig. 54—61. II. Phase. Dekonstruktion der Ringe. Ausbildung eines einheitlichen Chromatinfadens.

Fig. 54—55. Faltungen und Knickungen der Ringe. Ausbildung der Achterfiguren.

Fig. 56. Auflösung der Figuren zu Strängen. (Chromidien.)

Fig. 57—59. Allmähliches Verschmelzen der einzelnen Stränge zu einem (einzigen?) Chromatinband..

Fig. 60—61. Größte Ausbildung des kompakten Chromatinfadens.

Fig. 62—71. III. Phase. Zerstäubung des Chromatins.

Fig. 62—64. Beginn dieser Zerstäubung. Zerfall und Schwund des Nucleolus. Verbacken der Fadenteile zu Ballen.

Fig. 65—68. Stadien während der Chromatinzerstäubung: faltige Kernmembran, periphere dunkle Kernzone.

Fig. 69—70. Allmähliche Konzentration des schwach färbbaren Chromatinfadens.

Fig. 71—83. IV. Phase.

Fig. 71. Maximale Chromatinzerstäubung. Der schwach färbbare, aufgeknäuelte Faden weist zahlreiche Körnchen auf.

Fig. 72—74. Wachstum dieser Körnchen. Einziehen der letzten Ausläufer des sich immer mehr konzentrierenden Fadens.

Fig. 75—76. Auftauchen zahlreicher Nucleolen.

Fig. 77—78. Ringförmige Gruppierung des wachsenden Chromatins. Erstes Auftreten vereinzelter Körnchen (Trophochromatin?) im Kern.

Fig. 79—80. Allmähliches Verschmelzen der Chromatinkugeln zu einem Ring. Struktur des Kernsaftes.

Fig. 81—82. Ausbildung der höchsten Chromatinverdichtung. Zahlreiche Nucleolen.

Fig. 83. Die Nucleolen sind von dem maximal verdichteten Chromatinballen peripher gewandert und durchbrechen die Kernmembran.

Tafel XXIII.

Figuren 84—99, 101—104 bei ca. 500facher, Figur 100 bei 1500facher, Figuren 88a, 103a und b und 104 bei 2250facher Vergrößerung. Figuren 84—90, 92—97, 99—100, 103 nach Sublimat-Eisessig (10%)-Präparaten. Färbung: Eisenhämatoxylin. (Fig. 88 mit Delaf.-Hämatoxylin.) Figuren 91, 98, 101 nach Präparaten mit Sublimat-Eisessig (5%)-Färbung: Boraxkarmin Blochmann. Figuren 88a, 89, 102, 104 nach Herrmanns Präparaten. Färbung: Eisenhämatoxylin.

Fig. 84—93. Follikelbildung.

Fig. 84—87. Allmählicher Zerfall der zu Gruppen vereinigten Oocyten. Direkte Verbindung der bleibenden Oocyte mit dem Follikelprotoplasma.

Fig. 88 und 88a. Mehrpolige Spindeln der Follikelkerne. Biskuitförmige Chromosome.

Fig. 89. Siebenpolige Spindel. Tochterplatten.

Fig. 90. Rekonstruktion der Tochterkerne im Follikel.

Fig. 91. Zehn Äquatorialplatten der sich teilenden Follikelkerne.

Fig. 92. Rekonstruierte Follikelkerne.

Fig. 93. Schwund des Follikelplasmas. Verwachsen der inneren und äußeren homogenen Follikelzone.

Fig. 94—104. Ausbildung der ersten Richtungsspindel.

Fig. 94. Erstes Auftreten der spezifischen Protoplasmakörnchen in dem gleichmäßig körnigen Protoplasma.

Fig. 95—96. Verschmelzen dieser Körnchen zu Schollen und Gruppierung dieser Schollen um zwei unsichtbare Centra. Wolkige Beschaffenheit des Eiprotoplasmas.

Fig. 97. Wanderung der Schollen an den Kern.

Fig. 98. Die beiden Centrosomen im Schollenkranz.

Fig. 99. Centrosom mit Schollenkranz in einer muldenförmigen Vertiefung des Kernes.

Fig. 100. Asymmetrie des mehrschichtigen Schollenkranzes.

Fig. 101. Die auseinanderrückenden Centrosomen in gemeinsamer Protoplasmainsel.

Fig. 102. Oppositionsstellung der Centrosomen. Reißen der Kernmembran. Knickung der Sphärenstrahlung. Zerfall der Dotterschollen.

Fig. 103. Spiralige Spindel. Abnahme der Knickung der Sphärenstrahlung. Reste der Dotterkörnchen.

Fig. 103a und b. Äquatorialplatten bei Eisenhämatoxylin und Delafields Hämatoxylin Färbung.

Fig. 104. Ausgebildete Spindel. Spirale Anordnung des Dotters. Präreduktionsteilung.



Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen des Zoogonus mirus Lss. und der Primärtypus der Reduktion.

Von

Richard Goldschmidt
(München).

Hierzu Tafel XXIV und XXV und 6 Textfiguren.

Im Jahre 1905 gab ich eine ausführliche Darstellung der Reifung und Befruchtung des interessanten Trematoden *Zoogonus mirus* Lss. Das Hauptresultat war die Feststellung eines höchst einfachen Reduktionsvorganges, indem in die Reifeteilungen die Normalzahl von Chromosomen, nämlich 10, eintraten, die in der ersten Reifeteilung nach einem Längsspalt verteilt werden, während in der zweiten Teilung je fünf ganze Chromosomen nach einem Pol wandern. Da dieser Vorgang dem Idealschema der Reduktion Weismanns entspricht, nannte ich ihn den Primärtypus. Ich nahm in der Zwischenzeit verschiedentlich Gelegenheit, auf die prinzipielle Bedeutung der Existenz dieses Primärtypus hinzuweisen, der sich ja gar nicht mit den Theorien der Chromosomenkonjugation vereinigen läßt. Vor einiger Zeit baten mich nun Herr und Frau A. und K. E. Schreiner, deren theoretischen Anschauungen dieser Primärtypus ein Dorn im Auge sein mußte, um meine *Zoogonus*-Präparate, die ich ihnen, soweit noch brauchbar, gern überließ. Gab ich mich doch der sicheren Hoffnung hin, sie dadurch von der Richtigkeit meiner Schilderung überzeugen zu können. Wie erstaunte ich, als ich nach nicht langer Zeit meine Präparate zurückerhielt mit der Mitteilung, daß sie zu einer anderen Deutung gelangt seien. Nun werden ja in der Reduktionsfrage oft die merkwürdigsten Interpretationen gemacht, und so war ich begierig zu erfahren, auf welche Weise den beiden Autoren wohl die Umdeutung der Befunde gelungen sei. Da erschien vor kurzem

eine Arbeit von A. und K. E. SCHREINER[1], in der sie die Resultate ihres »Studiums« meiner Präparate niederlegten. Mit wachsendem Erstaunen las ich dieses Elaborat. Nicht eine neue Interpretation war da zu finden: an meinen eigenen Präparaten, die ich doch recht gut zu kennen glaubte, behaupteten die Autoren gefunden zu haben, daß alle meine Tatsachenangaben falsch sind. Die Normalzahl der Chromosomen ist nicht 10, sondern 22—26, in die Reifeteilungen treten 11—13 Elemente ein, und das ist die reduzierte Zahl! Da sich in den Oocyten auch alle die berühmten Stadien der Chromosomenkonjugation finden, so ist alles in schönster Ordnung, und der ganze Vorgang verläuft nach dem *Tomopteris*-Typus. Hätte diese Darstellung wirklich eine Unterlage, so wären nur zwei Möglichkeiten übrig. Entweder habe ich meine Schilderung aus den Fingern gesogen, oder aber ich bin unfähig zur mikroskopischen Forschung, da ich nicht 10 von 26 Chromosomen unterscheiden kann. In beiden Fällen bliebe mir nichts andres übrig, als zu schweigen und mich zu schämen. SCHREINERS waren so liebenswürdig, mit aller wünschenswerten Deutlichkeit sich für die letztere Alternative zu entscheiden, und so nahm ich die Präparate wieder vor, an denen sie die von ihnen gezeichneten Stellen genau bezeichnet hatten, dazu noch eine große Zahl von Präparaten, die SCHREINERS nicht vorgelegen hatten. Und in der Tat, ich habe mich geschämt, aber nicht meinetwegen, sondern dessen, daß zwei auf ihrem Arbeitsgebiet geachtete Forscher es wagen, auf Grund flüchtigster Untersuchung, anfängerhafter Beobachtungsfehler, zum Teil falscher Identifizierung des Objekts, wie ebenso schöner wie falscher Zeichnungen einem Kollegen die schwersten Vorwürfe zu machen, die erhoben werden können. Gewiß, Liebe macht blind, die Begeisterung für eine vorgefaßte Überzeugung kann manches anders sehen lassen, als es der nicht Voreingenommene sieht. Aber daß Forscher, die sich seit Jahren mit Zellproblemen beschäftigen, es fertigbringen, die in verschiedenen Ebenen des Gesichtsfeldes liegenden Schleifenenden von Chromosomen für besondere Chromosomen zu erklären oder eine erste Reifeteilung als zweite abzubilden oder die in der Anaphase auseinanderweichenden Tochterchromosomen als einzelne Bestandteile der Äquatorialplatte zu zählen, alles nur, um eine theoretisch gewünschte Zahl zu er-

[1] A. und K. E. SCHREINER (1908), Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. V. Die Reifung der Geschlechtszellen von *Zoogonus mirus* Lss. Vidensk. Selsk. Skrift, 1. Kl. 1908.

langen, dafür fehlt mir der Ausdruck. Wenn ich also gezwungen bin, im folgenden zu zeigen, daß einesteils meine frühere Darstellung des Reduktionsvorgangs den Tatsachen entspricht, anderenteils ein wenig den Schleier zu lüften von der Arbeitsweise des Ehepaares Schreiner, so bemerke ich im voraus, daß sämtliche von Schreiners sowohl wie von mir hier gezeichneten Bilder in den Präparaten leicht auffindbar bezeichnet sind, daß alle diese Präparate jederzeit jedermann zur beliebigen Benutzung zur Verfügung stehen und daß ich mich sehr freuen würde, wenn recht viele Fachkollegen die Gelegenheit benützten, sich sowohl von der Existenz des Primärmodus der Reduktion zu überzeugen als auch sich ein Urteil zu bilden über die unverantwortliche Arbeitsweise von Herrn und Frau Schreiner. Zugleich aber möchte ich bitten, die Schärfe meiner Verteidigung als mir durch die Schärfe der ungerechten Angriffe aufgezwungen zu entschuldigen.

a. Die Normalzahl der Chromosomen.

Entscheidend für die Existenz oder Nichtexistenz des Primärtypus der Reduktion ist die Feststellung der Chromosomennormalzahl. Denn da Schreiners mir zustimmen, daß in die erste Reifeteilung etwa 10 Chromosomen eintreten — nach mir genau 10, nach ihnen 11—13, was ich später als falsch nachweisen werde, was aber zunächst belanglos ist —, so ist die Frage schon allein entschieden, wenn festgestellt wird, ob die Chromosomenzahl normal 10—13 oder 20—26 beträgt. Ich hatte als Normalzahl 10 gefunden nach Zählungen von Furchungs- wie Gewebszellen, mich aber mit wenigen Abbildungen begnügt, da die Verhältnisse so unendlich klar sind, daß viele Bilder überflüssig erscheinen. Nun finden Schreiners wenigstens 22, wahrscheinlich 24—26, sehen wir also zu, wie sie zu diesen Zahlen kommen. Als ich die zum Beweis auf Taf. IV abgebildeten Zellen betrachtete, glaubte ich zuerst andre Bilder vor mir zu haben, denn das hätte ich wirklich Schreiners nicht zugetraut, was ich da sehen mußte. Da aber in den bezeichneten Schnitten die betreffenden Zellen nur einmal vorkommen, so konnte kein Zweifel sein. Das schönste derartige Beispiel kann ich mir nicht versagen nach der zwar sehr schönen, aber unglaublich falschen Zeichnung Schreiners in Fig. 17*a*, Taf. XXV, zu reproduzieren und daneben die richtige Zeichnung zu setzen (17*b*). Schreiners finden über 20 Chromosome in dieser ersten Furchungsspindel. Das Rezept

ist sehr einfach: Man unterzieht sich nicht etwa der Mühe, die einzelnen Schleifen sorgfältig zu verfolgen, sondern läßt sie einfach da endigen, wo sie aus einer optischen Ebene heraustreten, und macht aus ihren mehr oder weniger langen und umgebogenen Schleifenenden »einige ganz kleine Chromosomen, die in den Äquatorialplatten zwischen den dicht gedrängten centralen Enden der radiär angeordneten längeren Chromosomen gelegen sind«. (Nebenbei gesagt, zeichnen Schreiners alle tief liegenden Teile hoch und umgekehrt, was bei dem Vergleich der Bilder zu berücksichtigen ist. An und für sich ist das ja gleichgültig, da es sich ja nur um Zahlenverhältnisse handelt und die einfachsten Strichzeichnungen, wie sie die Amerikaner machen, dafür genügen. Wenn man aber schon so schöne Bilder entwirft, kann man sie auch richtig wiedergeben.) Aber nicht genug mit dieser naiven Interpretation des Präparates. Ich habe in der Reproduktion von Schreiners Abbildung (Autotypie direkt von der Originaltafel) ein Chromosom mit *x* bezeichnet. Ei, ei, Herr und Frau Schreiner, wo kommt denn das her? Im Präparat findet sich davon auch keine Spur! Jedenfalls ein Zeichenfehler zum höheren Ruhm des *Tomopteris*-Typus! Oder sollte gar die Interpretation richtig sein, die einige der Herren gaben, denen ich das Präparat demonstrierte, daß Schreiners die beiden etwas schwach extrahierten Spindelfasern, die meine Abbildung an der betreffenden Stelle zeigt, als Chromosom abbilden? Jedenfalls kann ich nur einem jeden, der die Mikroskopierkunst des Ehepaars Schreiner kennen lernen will, diese Zelle angelegentlich zum Studium empfehlen; für den Betreffenden ist dann in 5 Minuten die ganze Frage erledigt. Ich benutze deshalb auch jede Gelegenheit, hiesigen wie mich besuchenden Kollegen gerade dies Präparat zu demonstrieren. Die Äußerungen, die ich da schon zu hören bekam, möchte ich lieber nicht mitteilen. In Wirklichkeit zeigt das Präparat also für jeden, der mikroskopieren kann, zehn schöne, große schleifenförmige Chromosomen. Außer diesen finden sich bei *n* zwei durch das Eisenhämatoxylin ebenfalls geschwärzte Nucleolen, die von dem Vorkern her noch erhalten sind. Sie für Chromosomen zu erklären, wäre ja naiv, ich habe aber nichts dagegen, denn für 16 Chromosomen wird sie wohl niemand halten.

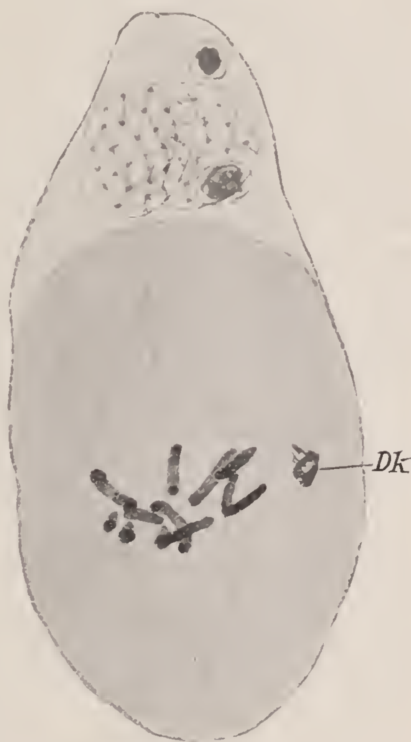
Eigentlich wäre damit der Fall für mich und jeden, der dies Präparat gesehen hat oder sehen wird, erledigt. Aber einmal möchte ich, da ich nun dabei bin, die wissenschaftliche Methode Schreiners gründlich beleuchten, wofür sich noch viel Gelegenheit bietet, sodann

aber neben der mir aufgezwungenen Polemik auch positives neues Material beibringen. Zunächst noch ein Beispiel dafür, daß in der Arbeitsmethode SCHREINERS System liegt. In ihrer Fig. 23 bilden sie eine Prophase der zweiten Furchungsteilung ab, die über 20 Chromosomen zeigen soll. Ich habe sie in Fig. 20*a*, Taf. XXV, reproduziert und in Fig. 20*b* die richtige Zeichnung daneben gestellt. Es erhellt daraus, wie jederzeit sich jedermann überzeugen kann, daß in diesem Fall SCHREINERS nicht die Schleifenenden abhackten, um zu ihrer Zahl zu kommen, sondern die meisten Schleifen hübsch in zwei Stäbchen zerlegten. Ja, aus einem Chromosom, in meiner Abbildung mit *x* bezeichnet, das zufällig in zwei Schlingen verläuft, d. h. senkrecht zur Gesichtsebene eine **S**-Figur bildet, wie mühelos festzustellen ist, haben sie sogar drei Chromosomen (von mir mit *a*, *b*, *c* bezeichnet) hergestellt! Soll ich wirklich angesichts solcher elementarer Beobachtungsfehler die Abbildungen noch weiter analysieren? Feststellen, daß die Prozedur bei der Furchungszelle Fig. 24 die gleiche ist, oder daß in Fig. 26 die Äquatorialplatte einer Embryonalzelle im Beginn des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen abgebildet ist, wie man bereits aus der Abbildung ersieht, aus dem Präparat aber mit Gewißheit entnimmt? Aber Herr und Frau SCHREINER, die erfahrenen Cytologen, zählen jedes Chromosom einzeln und suchen dem Leser durch die erhebende Mitteilung über sein Erstaunen wegzuhelfen, daß in allen Mitosen, mit Ausnahme der Reifungs- und ersten Furchungsmitosen, die Chromosomen eine ausgeprägt paarige Gruppierung zeigen; »die Paarlinge sind von gleicher Länge, und ihre centralen Enden liegen einander ganz nahe«. Zum Vergleich sei aber eine noch etwas jüngere Prophase (Fig. 22, Taf. XXV) einer Ectodermzelle eines jüngeren Embryo abgebildet, in der mit unfehlbarer Deutlichkeit zehn Chromosome zu zählen sind, von denen die acht größeren einen schönen Längsspalt zeigen, während er an den zwei schrägstehenden kleinen nicht nachweisbar ist. Die ausschweifendste Phantasie vermöchte wohl hier nicht die Spalthälften der einzelnen Chromosomen zu zählen, und da die Schleifen hier, wie meist in kleinen Zellen, nur wenig gebogen sind, besteht auch keinerlei Möglichkeit, sie nach oben besprochener Methode an irgendeiner Biegungsstelle zu zerlegen. (Die Zelle ist ausnahmsweise mit stärkerer Vergrößerung, d. h. Ocular 12, gezeichnet.)

Doch man könnte vielleicht meinen Kritikern recht geben, daß ich meine Angaben über die Normalzahl der Chromosomen nicht mit genügenden Abbildungen belegt habe. Ich möchte das deshalb hier

nachholen und bilde auf Taf. XXIV, Fig. 5—16, eine Anzahl Mitosen aus den verschiedensten Zellarten ab. Ich habe bei diesen Bildern keinerlei Rücksicht auf das Protoplasma genommen, Strahlungen usw. nur angedeutet und auch bei den Chromosomen weniger Wert auf schwungvolle Zeichnung als genaue Zählung gelegt. Natürlich wurden möglichst solche Zellen ausgewählt, bei denen die Chromosomen wenige Biegungen und Verschlingungen machen. (Eine feste Regel läßt sich darüber, wie leicht die Präparate zeigen, hier bei *Zoogonus* nicht aufstellen. Im großen Ganzen kann man sagen, daß in großen Furchungszellen die Chromosomen die Form von langen Schleifen haben, in mittleren die von Bügeln, in kleinen, wie in Gewebszellen, die von Stäbchen. Vollständig stimmt das aber nicht, zumal die Chromosomen im Lauf einer Zellteilung ihre Gestalt stark verändern. Mit der Anaphase setzt stets eine Kontraktion ein, so daß mit den Telophasen die Stabform erreicht wird. Dazukommt, daß die »Zugfasern« an einem Schleifenende ansetzen und so die einzelnen Elemente, wenn in der Äquatorialplatte gelegen, beim Auseinanderweichen gestreckt werden. Die stärksten derartigen Kontraktionen finden sich in der zweiten Reifeteilung.) Auch hier habe ich, nachdem bisher vorwiegend Schnittpräparate besprochen wurden, mich hauptsächlich an Totalpräparate gehalten, und zwar teils auch solche, die SCHREINERS nicht vorgelegen hatten. Zwar halten SCHREINERS Totalpräparate für weniger günstig als Schnittpräparate für die Zählung, was aber nur für den zutrifft, der das Bedürfnis fühlt, $2^1/_2$mal soviel Chromosomen zu finden, als vorhanden sind, und durch den Gegen-

Textfig. 1.



Totalpräp. S.
Äquatorialplatte der ersten Furchungsteilung.

stand seiner Arbeiten noch wenig Gelegenheit hatte, mit Totalpräparaten zu arbeiten. In Textfig. 1 ist noch eine weitere erste Furchungsspindel abgebildet. Die Seriierung kann nicht zweifelhaft sein, da die beiden Richtungskörper vorhanden sind. Man zählt mit unfehlbarer Sicherheit zehn schleifenförmige Chromosome. Ihre Lage ist eine derartige, daß selbst der Wunsch, mehr zu finden, nur bei den beiden winklig geknickten Anhaltepunkte finden könnte, aus jedem zwei zu machen. Der neben der Äquatorialplatte gezeichnete Dotterkernrest (*dk*) liegt im Präparate darunter und wurde nur der Deutlichkeit halber danebengelegt. Die Äquatorialplatte eines jüngeren Furchungsstadiums im Totalpräparat zeigt Fig. 10. Es handelt sich um eine kleine Zelle, deren Chromosomen deutlich auseinanderliegen. Nur bei dem einen großen Uförmig gebogenen Element x findet sich eine Schleifenbiegung, die Veranlassung geben könnte, das Chromosom für zwei zu betrachten. Es sind wieder genau zehn. Fig. 16 zeigt eine Makromere aus einem Sechs-Zellenstadium, ebenfalls Totalpräparat, die Äquatorialplatte vom Pol gesehen. Sämtliche Chromosome, zehn an der Zahl, sind mühelos zu verfolgen. Die beiden großen Schleifen links oben sind auf das deutlichste als Individuen zu verfolgen, sie sind jedenfalls die einzigen, bei denen eine Interpretationskunst je zwei verklebte Elemente hineingeheimnissen könnte. Fig. 8 zeigt die Äquatorialplatte einer Makromere eines 8-Zellenstadiums. Nur das abgebogene Chromosom rechts unten läßt den Längsspalt erkennen. Die Enden der langen, wenig gebogenen Schleifen biegen im Centrum der Figur ein wenig nach oben. Ein Anfänger könnte daraus vielleicht selbständige Kugeln machen, auf 26 Elemente könnte er dadurch aber die 10 doch nicht steigern. Fig. 5 bezieht sich auf eine Makromere eines 5-Zellenstadiums. Die Anordnung der Elemente ist so einfach, ihre Biegung so gering (bis auf das eine oben gelegene), daß Zählungsfehler ausgeschlossen sind; Resultat: zehn Chromosomen. Fig. 7 bezieht sich auf ein 10-Zellenstadium. Die Zellen sind bereits geteilt, und da sie im Totalpräparat schräg übereinanderliegen, lassen sich die beiden Tochterplatten leicht gleichzeitig vom Pol aus betrachten. In beiden erkennt man mühelos und in jeden Zweifel ausschließender Weise zehn Chromosomen. Fig. 12 endlich zeigt in seitlicher Ansicht die Tochterplatten aus einem 12-Zellenstadium. Unten lassen sich im Präparat leicht zehn Elemente zählen, viel deutlicher natürlich als in der Zeichnung, die die verschiedenen Ebenen zur Deckung bringt. Oben läßt sich keine sichere Zählung ausführen, aber der erste Blick lehrt, daß es sich

keinesfalls um eine Zahl über 20 handeln kann. Die Beispiele ließen sich jederzeit beliebig vermehren. Nur ein ganz ungewöhnlich instruktives sei noch in Fig. 21, Taf. XXV, abgebildet. Es handelt sich um die späte Prophase in der Makromere eines Furchungsstadiums von zwei Zellen, das sonst völlig normal ausgebildet ist. Der abgebildete Schnitt enthält sämtliche chromatischen Teile der Zelle, die beiden Nachbarschnitte nur die Teilungspole mit den Centrosomen. Oben rechts liegt innerhalb eines Schrumpfraumes ein vom Eisenhämatoxylin stark geschwärzter Dotterkernrest. Die Mitte der Zelle wird eingenommen durch eine typische Äquatorialplatte mit im Kreis angeordneten, längsgespaltenen Chromosomen. Genau acht Doppelbügel sind so zu zählen, ein neunter nimmt die Mitte der Figur ein und geht schräg in die Tiefe. Ein zehntes gespaltenes Chromosom (x) liegt außerhalb der Figur; die Erklärung dafür wird sich gleich ergeben. Nun sind in dem Präparat die an den Chromosomenenden anhaftenden Zugfasern tief geschwärzt. Die Ansatzstellen der Spalthälften sind bereits ein wenig nach den verschiedenen Polen voneinander abgerückt, was, da in der Figur schwer wiederzugeben, in 21 *a* für ein Chromosom herausgezeichnet wurde. Man kann nun bei hoher sowohl wie bei tiefer Einstellung die zu den beiden in den Nachbarschnitten liegenden Spindelpolen hinziehenden Zugfasern als einen Kranz haarscharfer, tiefschwarzer Punkte einstellen, die für hohe Einstellung in die Zeichnung eingetragen und mit jeden Zweifel ausschließender Genauigkeit als zehn festzustellen sind. Nur für das Chromosom x sind beide Zugfaserquerschnitte eingetragen, und da sieht man die tiefer liegende Faser nach einem links unten liegenden Spindelpol ziehen. In der Furchungszelle findet sich nämlich fast vollständig in diesem Schnitt liegend eine zweite Spindel, deren eines Centrosom rechts sichtbar ist, während der Nachbarschnitt dasjenige des Gegenpols enthält. In der Äquatorialplatte der Spindel finden sich fünf Chromosomen, von denen zwei dicht beieinanderliegende größer, die drei darunterliegenden kleiner sind. Eines der letzteren besteht aus zwei getrennten Kugeln. Was bedeutet dieses pathologische Vorkommnis? Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß hier in die Furchungszelle ein Spermatozoon eingedrungen ist und nun, wie ja bekanntlich auch anderwärts, eine eigene Teilungsspindel gebildet hat. Höchst charakteristisch ist, daß die beiden Centrosomen genau die gleichen Größendifferenzen zeigen wie die ja auch vom Spermacentrosom entstammenden Centrosomen der ersten Furchungsteilung! Der in dem

gezeichneten Schnitt liegende Pol sendet einige Strahlen zur Aquatorialplatte der Zelle, der andre Pol dagegen, dessen kleines Centrosom im Nachbarschnitt liegt, hat sich mit einer Zugfaser der Spalthälfte des Chromosoms *x* bemächtigt, das so von seiner Äquatorialplatte getrennt wurde. Die Zelle enthält also durch ein unnormales Vorkommnis eine normale Furchungsspindel mit zehn Chromosomen und eine annähernd senkrecht dazu stehende Spermaspindel mit der reduzierten Zahl von fünf Chromosomen; ein überaus beweisendes Objekt!

Genau das gleiche wie die Furchungszellen zeigen die somatischen Mitosen, die relativ häufig zu finden sind, wenn sich natürlich auch nur in günstigen Fällen genau zählen läßt. In Fig. 13 ist ein Harnblasenepithelkern in der Prophase abgebildet. Der Deutlichkeit halber wurden zwei optische Ebenen des Totalpräparats in *a* und *b* gezeichnet. Die Zählung ergibt mit absoluter Sicherheit zehn Elemente. Da sie alle nur wenig gebogene Stäbchen darstellen, so ist jede Täuschung ausgeschlossen. Fig. 6 zeigt eine Parenchymzelle in Teilung. Da die stäbchenförmigen Chromosomen im Bild der ganzen Zelle sich teilweise decken, sind sie noch einmal für jeden Teilungspol in drei optischen Ebenen herausgezeichnet. Über die Zahl 10 kann nicht der geringste Zweifel herrschen. Schließlich zeigt noch die Fig. 9 eine Epithelzelle des vas efferens im Moment des Auseinanderrückens der Tochterchromosomen. Nahe jedem Pol liegen neun Stäbchen, ein noch ungeteilter Doppelstab liegt in der Mitte zwischen den Polen. Also auch in den somatischen Zellen läßt sich die Normalzahl 10 mit Sicherheit feststellen.

Erübrigt nur noch die Feststellung der Zahl in den Urgeschlechtszellen. Fig. 14 zeigt die Tochterplatten einer Spermatogonienmitose im Totalpräparat. An der Zahl 10 kann nicht der geringste Zweifel herrschen. Aber ich könnte ja die Spermatogonien mit den Spermatocyten verwechselt haben, was bei meiner durch Schreiners nachgewiesenen Unfähigkeit leicht möglich wäre. Darum gebe ich in Fig. 15*a* und *b* zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch einen prophatischen Oogonienkern. Jeder Schnitt enthält fünf dicke Chromosomenstäbchen. Eines der größten von ihnen, rechts unten in *b*, zeigt eine schraubige Biegung, die zum Trugbild zweier getrennter Stücke Veranlassung geben könnte. Aber die Zahl 26 wird dadurch immer noch nicht erreicht.

Das Resultat dieses Abschnittes ist, daß genau entsprechend meinen früheren Angaben die Normalzahl der

Chromosomen bei *Zoogonus mirus* Lss. in Furchungszellen, Embryonalzellen, somatischen Zellen des erwachsenen Tieres, Ovogonien, Spermatogonien und Dotterzellen zehn ist, und daß die an größtenteils den gleichen Präparaten gewonnenen Zahlen Schreiners auf einer derartig flüchtigen und unverantwortlichen Arbeitsweise beruhen, daß dafür kein Ausdruck der Entrüstung stark genug erscheint.

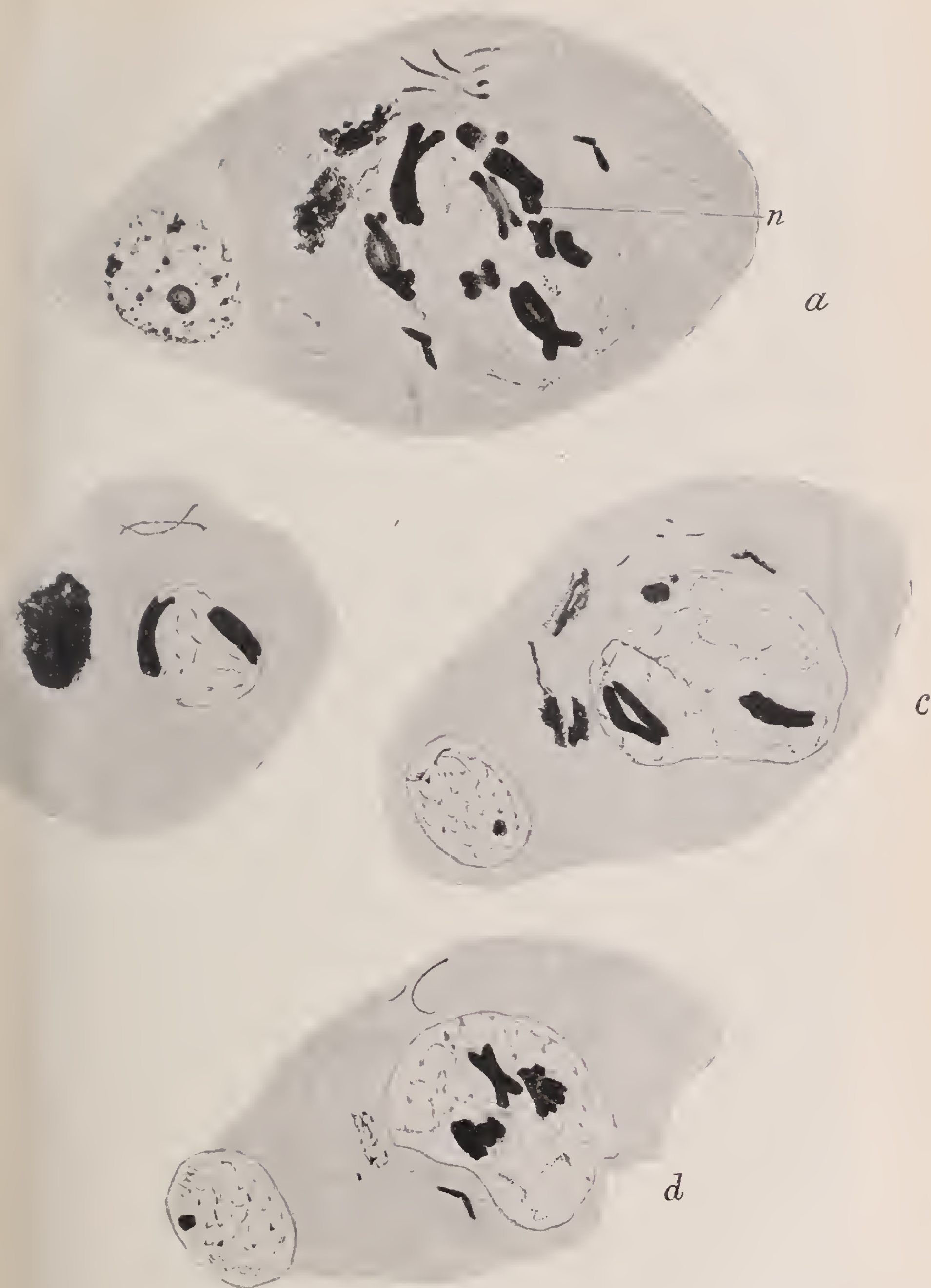
b. Der Reduktionsvorgang in den Reifeteilungen.

Die Frage nach der wirklichen Existenz des Primärtypus der Reduktion ist damit eigentlich bereits in positivem Sinn erledigt. Da aber Schreiners sich auch in höchst fehlerhafter Weise mit den Reifeteilungen befaßt haben und es vielleicht auch sonst manchem wünschenswert erscheinen möchte, noch weitere Belege als die früher von mir gebrachten für die Richtigkeit meiner ursprünglichen Darstellung zu sehen, so seien dieser Periode ebenfalls noch einige Worte und Abbildungen gewidmet. Nach meiner Schilderung bilden sich in dem ruhenden Kern der besamten Eizelle in charakteristischer Weise zehn längsgespaltene Chromosomen aus, die in die Äquatorialplatte der ersten Reifungsspindel eintreten. Schreiners bemerken, daß dies »ungefähr das Richtige« trifft. Ungefähr nämlich, weil sie 11—13 finden. Zum Beweis bilden sie in Fig. 14 eine Prophase der ersten Richtungsspindel ab, die aus drei Schnitten kombiniert ist. Sie zählen mit Sicherheit 11, vielleicht sind aber 12 oder sogar 13 Chromosomen vorhanden. Ich erlaube mir, zur Kontrolle jener Kombination die betreffenden drei Schnitte in Textfig. 2, *b*, *c*, *d* abzubilden und dem in *a* die Schreinersche Rekonstruktion gegenüberzustellen. In *b* enthält der Kern zwei schöne Doppelchromosomen, in *c* drei, von denen eines vom Pol gesehen ist, in *d* fünf, von denen drei schräg gesehen sind, macht zusammen zehn, genau wie ich es früher nach einem von allen Seiten studierten Totalpräparat abbildete. Wo stecken nun die 1—3 überzähligen der Schreinerschen Kombination? *a* zeigt dieses Bild reproduziert, bei *n* findet sich ein kleines Chromosomenpaar eingezeichnet, das man vergeblich in meinen Zeichnungen sucht, vergeblich auch in dem Präparat. Doch halt! Betrachtet man das Präparat genau, so sieht man, daß das äußerste Ende des rechten Chromosoms von Schnitt *b* ein klein wenig abwärts gebogen ist, so daß man bei tiefster Einstellung sein Querschnittsbild einstellen kann. Aus Versehen haben Schreiners daraus ein darunterliegendes Chromosomenpaar gemacht. Von den

beiden »vielleicht«-Chromosomen fehlt aber auch jede Spur, oder sollten sie vielleicht in dem kleinen geschwärzten Granulum stecken, das in Schnitt *c* oben neben dem vertikalen Chromosom liegt? Auch diese Schnitte kann ich jedermann als sehr lehrreich zur Betrachtung empfehlen!

Es treten also, genau wie von mir angegeben, zehn Chromosomen in die erste Reifeteilung ein. Auch auf dem Stadium der Äquatorialplatte lassen sie sich oft leicht zählen. SCHREINERS haben nach meinen Präparaten ein solches abgebildet, in dem gerade die Tochterchromosomen beginnen auseinanderzuweichen. Sie finden, wie ihre Fig. 15*b* zeigen soll, in einem Schnitt neun Chromosomen, in jedem Nachbarschnitt je eines, von denen eines vielleicht sogar zwei darstellt. und ein Chromosomenstück, macht 12—13 Elemente. Auch hier ist in Fig. 15*b* ein gebogenes Element in seinen zwei nach aufwärts sehenden Querschnitten als zwei Elemente aufgefaßt; doch gebe ich zu, daß die betreffende Stelle etwas schwierig ist und die Möglichkeit, zur Zahl elf zu gelangen — mehr keinesfalls —, auch bei gründlicher Beobachtung besteht.

Von entscheidender Bedeutung ist aber vor allem der Verlauf der zweiten Reifeteilung, weshalb ich für sie meinen früheren Abbildungen sechs neue zufüge. Schade, daß SCHREINERS in den Präparaten diese schönen Stadien nicht aufgefunden haben; ich wäre gar zu neugierig, zu erfahren, wie sie da die für den *Tomopteris*-Typus notwendige Zahl hineineskamotiert hätten. Doch nein, das ist ja alles schon widerlegt, denn SCHREINERS bilden in ihrer Fig. 19*a* u. *b* zwei Schnitte durch die zweite Reifespindel ab und belehren den Leser, daß er auf den ersten Blick sieht, daß mehr als fünf Chromosomen vorhanden sind. Es ist ja nun vielleicht zuviel verlangt, daß man ein Objekt, über das man schreibt, auch kennt; der mit dem Objekt Vertraute hätte nämlich auf den ersten Blick erkannt, daß die hier abgebildete Zelle nicht die zweite, sondern die erste Richtungsspindel enthält. Das, was man aber von jemand verlangen kann, der sich anmaßt, einem andern zu erklären, daß seinen Angaben fürderhin keine wissenschaftliche Bedeutung beigelegt werden kann, ist, daß er bei Begründung einer derartigen Kränkung wenigstens dem Gegenstand soviel Aufmerksamkeit zuwendet, daß er nicht elementare und in keiner Weise zu entschuldigende Fehler begeht. Wo haben SCHREINERS denn in diesem Präparat — es gehören dazu noch zwei Schnitte — den ersten Richtungskörper gesehen, der niemals unauffindbar ist? Warum haben

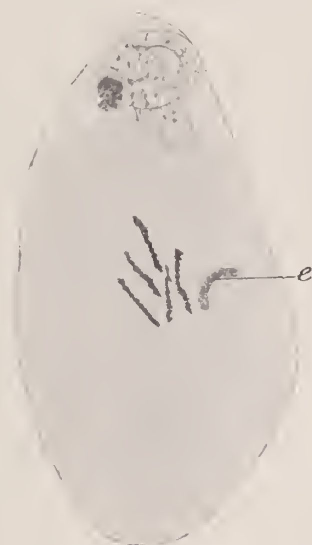


Ser. 1, b4—6. b, c, d drei Schnitte durch die Prophase der ersten Reifeteilung, a Reproduktion der SCHREINERschen Rekonstruktion dieser Schnitte.

Schreiners nicht auch den vorhergehenden und folgenden Schnitt angeschaut, in dem sich die beiden nur für die erste Reifeteilung charakteristischen hakenförmigen Centrosomen finden, was ihnen ja wohl bekannt sein mußte? Dieselben Autoren, die sich für befugt halten, mich darüber zu belehren, daß man bei Schnittserien nicht nur einen Schnitt berücksichtigt! Gar nicht zu reden von dem Spermakern, dessen Verwendung zur Identifizierung des Stadiums ja Kenntnis des Objekts erfordert! Denn bei *Zoogonus* ist ausnahmslos der Spermakern bereits in der frühen Anaphase der zweiten Reifeteilung in seine fünf Chromosomen zerfallen, in den Telophasen gar sind die frei im Plasma liegenden Spermachromosomen meist so weit auseinandergerückt, daß sie auch dem ungeübtesten Auge keine Schwierigkeit der Zählung bieten. In dem vorliegenden Stadium aber hat der Spermakern noch Kerncharakter, die vorher vorhandene dichte Chromatinmasse hat sich zu einem kernartigen Gebilde aufgelockert, in dessen Innern kleine Chromatinbrocken im Begriff stehen, sich zu Chromosomen umzubilden. Mit Sicherheit erkennt man die Anordnung der Mikrosomen zu fünf parallelen Zügen, ja ein Chromosom ist schon durch Verschmelzung der Mikrosomen nahezu fertiggestellt. Auch dieser Kern ist von Schreiners in leicht irreführender Weise wiedergegeben, weshalb er hier in Fig. 11 nochmals dargestellt ist. Aber vielleicht möchte jemand einwerfen, daß in Schreiners Fig. 18, die sich in der Tat auf die einzige zweite Reifespindel bezieht, die sie in den Schnittpräparaten vor Augen hatten, ja auch das Spermatozoon Kernform hat. In Schreiners Abbildung ist das in der Tat der Fall, leider aber nicht im Präparat, das eine Anzahl durcheinandergeknäuelte, mehrfach wohl durchschnittene und nicht näher entwirrbare Chromatinfäden zeigt, die ganz frei im Plasma liegen, wie ich es früher auch abgebildet habe. Schließlich noch ein Wort über diese Fig. 18 Schreiners, die sich auf dieselbe Zelle bezieht, die in Fig. 23 meiner ursprünglichen Arbeit abgebildet ist. Der *Tomopteris*-Typus erfordert ja, daß auch in der zweiten Reifeteilung eine Längsspaltung der Chromosomen auftritt, und diesen Längsspalt finden die Autoren in der Tat und zeichnen ihn auf das schönste. Meine schwachen Augen sind aber leider nicht imstande, etwas davon wahrzunehmen, auch keiner der Herren, denen ich das Präparat demonstrierte, verfügte über eine genügende Sehschärfe. Also auch an diesem entscheidenden Punkte hat Flüchtigkeit und Voreingenommenheit Herrn und Frau Schreiners Blick getrübt.

In Wirklichkeit verläuft nun die zweite Reifeteilung genau wie ich es früher geschildert hatte, indem je fünf der in die Äquatorialplatte eingestellten Chromosomen je zu einem Pol rücken. Eigentlich ist dies durch meine früheren Mitteilungen und Abbildungen bereits genügend sichergestellt. Da aber die betreffenden Zellen seinerzeit in den Präparaten nicht angemerkt wurden, auch nicht alle Totalpräparate mehr brauchbar sind, gebe ich noch eine Anzahl neuer Abbildungen, deren Grundlagen nun von jedermann in den Präparaten kontrolliert werden können. Den Beginn des Prozesses zeigt Textfig. 3 nach einem Totalpräparat und Fig. 3 *a, b, c* nach Schnitten. In der der Textfig. 3 zugrundeliegenden Zelle sind die Eichromosomen in die Äquatorialplatte eingestellt. Da über sie keine wesentlichen Meinungsverschiedenheiten herrschen — 10 oder 13 ist ja prinzipiell gleichgültig —, habe ich sie, um das Bild der direkt darüberliegenden Spermachromosomen nicht zu verwirren, weggelassen und bei *e* nur eines zum Größenvergleich eingetragen. Man zählt nun im Spermakern mit über jeden Zweifel erhabener Sicherheit die fünf stabförmigen und gekörnten Chromosomen. Fig. 3 zeigt drei Schnitte durch ein Ei in der frühen Anaphase der zweiten Reifeteilung. Der erste Schnitt mit dem proximalen Centrosom wurde nicht gezeichnet, Schnitt *a* zeigt nur zwei abgeschnittene Chromosomenteile. Schnitt *b* zeigt fünf ganze Chromosomen und einige Stücke, und eines von ihnen steht deutlich im Begriff, totaliter nach dem Richtungskörperpol gezogen zu werden. Von einem Längsspalt ist keine Spur zu entdecken. Schnitt *c* endlich zeigt den Richtungskörperpol mit dem distalen Centrosom, das gerade vom stabförmigen in den kugeligen Zustand übergeht, ein paar abgeschnittene Chromosomenteile und den Spermakern. In diesem lassen sich genau wie in der Zeichnung mühelos fünf Chromosomen zählen. Alle sind stabförmig, nur eines am Pole umgebogen, wodurch ein kleines sechstes vorgetäuscht werden

Textfig. 3.



Totalpräp. A. Frühe Anaphase der zweiten Reifeteilung. Nur ein Eichromosom *e* gezeichnet; die fünf Spermachromosomen.

kann[1]. Daneben liegt der erste Richtungskörper mit noch nicht kondensierten Chromatinfäden. Das Auseinanderrücken der Tochterplatten illustrieren die drei Schnitte Fig. 4*a*, *b*, *c*. In *a* finden sich — ein sehr seltener Fall — die Spermacentrosomen mit Strahlung und zwei abgeschnittene Chromosomenstücke des Richtungskörperpols. *b* enthält den proximalen Pol mit dem Centrosom und den fünf Chromosomen radiär zum Pol orientiert. Aus dem einen, dem mittelsten, ist ein kleines Stückchen herausgeschnitten, aber so knapp, daß zwei feine Körnchenreihen seine Lage angeben. Das Stückchen findet sich dann genau in der richtigen Länge im nächsten Schnitt. Ich bemerke dazu, daß fast stets in der zweiten Reifeteilung ein Chromosom viel größer wie die andern und derartig gebogen erscheint. Die übrigen Bilder zeigen es ebenfalls. Schade, daß Schreiners dies Präparat nicht beachteten, denn keine Interpretationskunst der Welt vermöchte aus diesen 5 Chromosomen 13 zu machen. Der Spermakern liegt im gleichen Schnitt in einem hellen Schrumpfraum. Seine Chromosomen sind verklebt und so leider nicht genau zu identifizieren. Daß es aber nur wenige sein können, lehrt ein Blick. Am Richtungskörperpol liegt ein ganzes Chromosom (1), eines, von dem ein Drittel im vorigen Schnitt liegt (2), die beiden Enden der Chromosomen 3 und 4, die im folgenden Schnitt liegen, und ein Drittel des Chromosoms 5, das durch die Schnittrichtung in drei Teile zerlegt wurde. Es wird wohl niemand so naiv sein, diese einzelnen Bruchstücke einzeln zählen zu wollen. Wenn aber doch, dann erkläre er die Verschiedenheit der beiden Pole.

Ein außerordentlich schönes Telophasenstadium ist ferner in Fig. 2*a*—*e* abgebildet, das leider auch Schreiners bei der eiligen Durchsicht meiner Präparate nicht auffiel. Der Zufall hat hier die Schnittrichtung so geführt, daß der erste Schnitt nur das proximale Centrosom, der folgende nur die proximale Tochterplatte, der dritte die Hälfte des Spermakerns, der vierte nur die distale Tochterplatte mit der andern Hälfte des Spermakerns und der letzte das distale Centrosom nebst den Hüllzellen und dem ersten Richtungskörper ent-

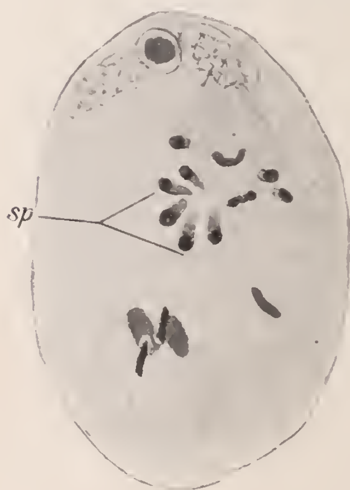
[1] Während ich in Furchungszellen usw. niemals über die Zahl 10 im Unklaren war, kamen mir bei der zweiten Reifungsteilung öfters Bilder zu Gesicht, bei denen ich zwischen 5 und 6 schwankte. Neben Fällen, bei denen über die Zahl 5 kein Zweifel herrschen konnte, fand ich auch solche, bei denen ich mehr zu 6 neigte. Ich möchte es daher nicht für ganz ausgeschlossen erachten, daß neben den typischen Zahlen 10 und 5 auch eine Variation mit Zahlen 12 und 6 auftreten kann.

hält. Schnitt 2—4 sind abgebildet, da nur 1 ein winzig kleines Bruchstück eines Chromosoms enthält. Schnitt *a* mit der proximalen Tochterplatte ist hier für die zuverlässige Zählung wieder besonders günstig. Der Extraktionsgrad des Präparates ist gerade ein derartiger, daß wieder die Ansatzpunkte der Zugfasern deutlich sichtbar sind. Die Chromosomen spitzen sich nach dem Spindelpole zu und endigen in einem Kügelchen, das in die Zugfaser übergeht. Nun finden sich solche Insertionspunkte genau in 5-Zahl. Das eine nicht bis zum Pol reichende Stäbchen *x* ist dagegen polwärts scharf abgeschnitten, ebenso das kleine Stäbchen *y* proximal. An der entsprechenden Stelle des ersten Schnittes findet sich aber ein kleines Chromatinstückchen, welches genau dazwischenpaßt, so daß hier die Biegung des ein wenig **S**-förmig gekrümmten Chromosoms abgeschnitten ist. Von der Richtigkeit des Vorstehenden kann man sich leicht am Präparat überzeugen; aber auch der Zweifler könnte maximal nur zur Zahl 6 gelangen. Schnitt *b* enthält drei Chromosomen des Spermakerns und Schnitt *c* außer den beiden andern Spermaelementen die Tochterplatte des Richtungskörperpols. Mühelos zählt man genau fünf Chromosomen, von denen eines genau senkrecht steht, so daß es nur durch seinen punktförmigen Querschnitt dargestellt werden konnte. Unter ihm liegt das schon in Desorganisation begriffene Centrosom (*c*).

Ein ähnliches Stadium, das durch die Art der Schnittführung wieder auf andre Weise höchst instruktiv ist, ist in Fig. 1*a*—*c* nach drei Schnitten wiedergegeben. *a* enthält den proximalen Pol mit dem Centrosom und drei nach dem Pol orientierten Chromosomen sowie dem abgekappten Ende eines vierten (I—IV). Schnitt *b*, der beim ersten Blick etwas verwirrend wirkt, enthält die beiden fehlenden Chromosomen dieses Pols (IV, V), die sogleich an ihrer Orientierung zum proximalen Pol zu erkennen sind. Sodann treten leicht fünf verschiedentlich gebogene große Chromosomen hervor (1—5), die die Elemente des Richtungskörperpols repräsentieren, und zwischen ihnen die fünf kleinen und nur schwach gekrümmten Elemente des Spermakerns (*a*—*e*). Ein in ihrer Nähe liegendes kleines Kügelchen halte ich für das abgeschnittene Ende des Chromosoms I. Schnitt *c* nun enthält das Centrosom des Richtungskörperpols und zufällig die den Chromosomen dieses Pols abgeschnittenen fünf Enden im Halbkreis herumgruppiert! Legt man dieses Bild auf den Schnitt *b*, so kommen die abgeschnittenen Enden aufs schönste mit den tiefen Enden der Chromosomen zur Deckung.

Wer angesichts dieser Bilder bzw. des Präparats noch zweifeln kann, daß in der zweiten Reifeteilung je fünf Chromosomen an einen Pol wandern und auch der Spermakern fünf Chromosomen enthält, dem ist nicht zu helfen. Schließlich ist in Textfig. 4 noch ein Totalpräparat der Telophasen der zweiten Reifeteilung wiedergegeben. Die Zahlenverhältnisse sind hier dadurch besonders klar, daß die fünf Eichromosomen sich bereits zur Einleitung der Kernbläschenbildung kondensiert haben. Drei von ihnen sind scharfe Stäbchen, zwei bereits etwas angeschwollen und aufgelockert. Auch diesem Präparat gegenüber dürfte der ausgesprochenste Wille, etwas andres zu finden, versagen. Auch die Chromosomen des Richtungskörperpols sind leicht als fünf zu bestimmen, und ganz besonders die fünf Spermachromosomen, die in einem Halbkreis angeordnet stehen und vom Pol gesehen sind, was die hübsche, in der Zeichnung nur unvollkommen wiedergegebene Figur ergibt (*sp*). Wie gesagt, muß ich sehr bedauern, daß Herr und Frau Schreiner diese Stadien nicht aufgefunden haben. Nach den Erforderungen des *Tomopteris*-Typus müßten ja in dem betreffenden Stadium 39 Chromosomen nachzuweisen sein, und es wäre höchst interessant, zu erfahren, wie dies hier zustande gebracht werden könnte. Also auch hier ergibt sich wie bisher die völlige Zuverlässigkeit meiner Beobachtungen und die gleiche Charakterisierung der Schreinerschen wissenschaftlichen Methode.

Textfig. 4.



Totalpräp. P. Späte Anaphase der zweiten Reifeteilnng, *sp*. die fünf Chromosomen des Spermakerns.

Der Vollständigkeit halber seien schließlich noch die Stadien bis zur Ausbildung der ersten Furchungsspindel erwähnt, soweit sie für die vorliegende Frage in Betracht kommen. In meiner Arbeit ist geschildert, wie sich nach Ablauf der zweiten Reifeteilung jedes Ei-wie Spermachromosom in ein Kernbläschen oder Karyomer verwandelt, die dann erst nach ganz bedeutendem Wachstum zu einem lappigen Kern verschmelzen. Ein Bild, das diese zehn Kernbläschen

auf das schönste zeigt, findet sich in meiner Arbeit Fig. 25. Ein sehr schönes weiteres Stadium teile ich hier noch in Textfig. 5 nach einem Totalpräparat mit. Die Karyomeren des Eikerns sind bereits zu dem großen gelappten Kern verschmolzen, während die Spermakaryomeren noch selbständig sind. Mühelos erkennt man die fünf verschieden großen Bläschen. Sollte die Zahl vielleicht nur ein Zufall sein? Schließlich bilden sich dann in den Vorkernen die Chromosomen für die erste Furchungsspindel aus, nachdem in der Zwischenzeit die bekannte Chromatinvermehrung erfolgte. Ich gab schon früher an, daß dabei ein typisches Spirem auftritt und daß in den beiden Vorkernen der Prozeß nicht synchron verläuft. So kommen die Prophasenbilder zustande, in denen Sperma- und Eichromosomen deutlich zu unterscheiden sind, deren eines SCHREINERS in ihrer Fig. 20*a* und *b* abgebildet haben. Sie finden dabei mindestens elf von den dicken Spermachromosomen. Ich habe auch hier das richtige Bild (Taf. XXV, Fig. 18*b*, 19*b*) der SCHREINERschen Zeichnung (Fig. 18*a*, 19*a*) gegenübergestellt. Die Zählung der dünnen Eikernchromosomen, die SCHREINERS ebenfalls gelang, ist mir leider nicht möglich, wahrscheinlich überhaupt ausgeschlossen, weil es sich um einen noch nicht segmentierten und kontrahierten Spiremfaden handelt. Das geht schon daraus hervor, daß in Schnitt *a* (Fig. 18*b*) sich unter andrem ein einziger kontinuierlicher und leicht zu verfolgender Faden findet, der in der Nähe des Nucleolus beginnt und nach einer vollständigen Kreistour zu ihm zurückkehrt. Alle andren Fäden — man zählt in beiden Schnitten 15 — sind, wie übrigens der erste Blick lehrt, durchschnittene Spiremschlingen. Wollte man

Textfig. 5.



Totalpräp. S. Ei mit den beiden Vorkernen nach der Reifeteilung, der Spermakern noch aus fünf Kernbläschen bestehend.

sie nach der Länge des einen Fadens in Fig. 18*b*, der kontinuierlich ist, zusammensetzen, so käme kaum die Zahl 5 heraus. Wie SCHREINERS hier zählen, ist mir vollständig unklar, denn in ihrer Abbildung ist allein der eine Faden in *a* in 4 zerhackt, so daß sie auf 18 kommen müßten, nie aber auf 11—13. Übrigens zeigt ein Vergleich der Abbildungen, daß auch hier die Schlingen willkürlich auseinandergeteilt und zusammengesetzt sind. Aber die Spermachromosomen sind ja fertig ausgebildet, und da zählen sie mit Sicherheit 11. Und wie kommt dies zustande? Aus den beiden gewundenen Chromosomen unten in Fig. 18*b* werden durch willkürliche Zerlegung sechs gemacht. Die S-förmige Schleife rechts unten in *b* wird in zwei zerlegt, und, unglaublich aber wahr, die beiden vom Chromosom unten in *a* abgeschnittenen kleinen Endstückchen in Schnitt 19 werden zum Rang von Chromosomen erhoben! Der nach unten biegende Schenkel des Chromosoms unten in Fig. 19*b* wird sodann zu einem darüberliegenden Chromosom erhoben, und so macht man aus typischen 5 Chromosomen 11! Der Genauigkeit halber sei aber noch zugefügt, daß bei dem großen Chromosom 1 in Fig. 18*b* der bezeichnete Schenkel bei mancher Einstellung getrennt erscheint, wie es auch gezeichnet wurde, und die Möglichkeit besteht, darüber im Unklaren zu sein, ob das nicht ein getrenntes Element darstellt. Das ergäbe aber höchstens die Zahl 6.

Herr und Frau SCHREINER haben sich sehr den Kopf zerbrechen müssen, wie es möglich sein konnte, daß ich zu solch falschen Zahlenangaben kam. Die einfachste Erklärung, meine gänzliche Unfähigkeit, haben sie ja nicht vorausgesetzt, sondern erst nach ihrem gründlichen Studium erkannt. So haben sie denn beschlossen, daß ich mich zuviel auf Totalpräparate verließ, ohne genügende Kontrolle durch Schnittserien, andrerseits, daß ich die durch Schnittrichtung und Notwendigkeit der Kombination geschaffenen Schwierigkeiten bei Untersuchung von Schnittserien sehr leicht genommen und mich einfach mit der Untersuchung der einzelnen Schnitte begnügt haben muß (welch letztere Begründung ausgezeichnet zur ersteren paßt). Nun, ich hatte es leichter, zu erkennen, worauf die richtigen Angaben SCHREINERS beruhen, und kann es mir daher nicht versagen, zum Schluß nochmals die verschiedenen Methoden der Chromosomenzählung zusammenzustellen, die ein jeder erlernen muß, der zum Ruhm des *Tomopteris*-Typus beizutragen gesonnen ist. Haben die Chromosomen Schleifenform, dann hacke man sie an der Umbiegungsstelle durch und beschließe, daß je zwei Chromosomen immer bei-

einanderliegen und sich mit den Enden fast berühren. Ist es aber S-förmig gewunden, so kann man es, wenn nötig, auch zweimal zerbrechen (SCHREINER Fig. 23). Sind die Schleifen radiär orientiert und nur ihre centralen Enden etwas umgebogen, dann hacke man nur diese Enden ab und erkläre, daß sie kleine, sehr kleine Chromosomen darstellen, die stets im Centrum der Spindel zu finden sind (SCHREINER Fig. 1, 22). Sieht man aber eine frühe Anaphase mit eben auseinanderrückenden Tochterchromosomen vom Pol, so verzichte man lieber auf die vielen kleinen Chromosomen im Centrum, verzichte auch darauf, die Bügel in zwei Stäbchen zu zerlegen, da man sonst leicht die zwei- bis vierfache Zahl erhalten könnte, als der »Typus« erfordert, sondern zähle einfach die Tochterchromosomen einzeln (SCHREINER Fig. 26). Braucht man am geeigneten Platze einen Längsspalt, so muß man ihn eben sehen lernen (SCHREINER Figg. 18 u. 19), und findet man nicht schnell ein entscheidendes Stadium, so läßt man einfach ein andres dazu avancieren, besonders wenn es das Gewünschte zeigt (SCHREINER Fig. 19). Und so liefert man die schönste Bestätigung zu dem von mir verfochtenen DARWINschen Satz, daß die Natur ihr Ziel auf verschiedenen Wegen erreichen kann in seiner Anwendung auf den »Klarheit« wie »Wahrheit« suchenden Menschen.

Der Schluß aber aus diesem Abschnitt lautet ebenfalls: Die Nachprüfung des Verlaufs der Reifeteilungen des *Zoogonus* ergibt die absolute Richtigkeit meiner früheren Beschreibung und die Realexistenz des Primärtypus der Reduktion wie das klägliche Scheitern der SCHREINERschen Angriffe.

c. Primärtypus und Chromosomenkonjugation.

Zum Schluß möchte ich noch ein paar Bemerkungen mir erlauben über die prinzipielle Bedeutung des Nachweises des Primärmodus der Reduktion. GROSS hat gelegentlich darauf hingewiesen, daß auch für den Reduktionsvorgang eine allmähliche Entwicklung angenommen werden müsse, so daß wir in den Verhältnissen des *Zoogonus* noch eine erhaltengebliebene primitive Einrichtung zu sehen hätten. Dafür spricht auch das Vorhandensein des entsprechenden Vorgangs bei dem Infusor *Didinium* nach PRANDTLS Untersuchungen[1]). Ich möchte aber den hier aufs neue erwiesenen Tatsachen noch eine weitgehendere Bedeutung zuerkennen. SCHREINERS

[1]) Neuerdings auch bei andern Infusorien nachgewiesen (POPOFF, ENRIQUES).

haben selbst dazu das Material geliefert, indem sie aus meinen Präparaten eine Anzahl Bilder brachten, die zeigen, daß hier wahrscheinlich alle die Vorgänge vorkommen, die man im weiteren Sinn als synaptische Phänomene bezeichnet und die allen Verfechtern der parallelen Chromosomenkonjugation als Beweismaterial für diese Auffassung dienen. In der Tat lassen sich derartige Stadien feststellen. In der Ovogenese allerdings kommt die Mannigfaltigkeit der anderwärts beobachteten Bilder — Synapsis, Leptotaen usw. — nicht vor oder kam wenigstens mir nicht zu Gesicht. Nur einige von mir früher als Spiremzustand bezeichnete Bilder lassen sich, ich gebe das zu, mit den bekannten Bildern homologisieren. In der Spermiogenese dagegen kommen genau alle die bekannten Bilder vor. Einige haben SCHREINERS abgebildet, aber auch die andern, mit einer echten Synapsis beginnend, finden sich in meinen übrigen Präparaten. Eine

Textfig. 6.



Totalpräp. 15. Drei Riesenspermatiden direkt nach der Reifeteilung.

genaue Schilderung möchte ich mir hier versagen, weil ich in einer besondern Arbeit auf die sehr interessante Spermato- und Spermiogenese zurückkommen möchte. Es wird aber auch ohnedies niemand, der sich von der Richtigkeit obiger Darstellung überzeugt hat, bezweifeln, daß die Reifeteilungen in der Spermatogenese auf dieselbe Weise verlaufen. Zum Überfluß gebe ich aber in Fig. 14, Taf. XXIV, eine Spermatogonienteilung wieder, die die Normalzahl von zehn Chromosomen zeigt, und in Textfig. 6 drei dem gleichen Follikel entstammende Riesenspermatiden (ihre Geschichte wird später dargestellt werden), deren fünf gerade aus der zweiten Reifeteilung hervorgegangenen Chromosomen zu mächtigen Chromatinelementen angeschwollen sind, deren Zählung auch dem ungeübtesten Auge keine Schwierigkeit bereiten dürfte. Nun stehen wir vor der Tatsache: In den Vorstadien der Geschlechtszellenreifung finden sich alle die von so vielen Autoren als Beweise der Chromosomenkonjugation angesprochenen Stadien. In die Reifeteilungen aber tritt die Normalzahl univalenter Elemente

ein, die nach dem Primärmodus verteilt werden. Folglich kommt jenen Stadien nicht die ihnen zugeschriebene Bedeutung zu. Die Frage der parallelen Chromosomenkonjugation während der synaptischen Phänomene wird also definitiv entschieden durch die Feststellung der Richtigkeit meiner Darstellung für *Zoogonus*. Sich davon an Hand meiner Präparate zu überzeugen, lade ich zum Schluß nochmals ein.

München, im September 1908.

Erklärung der Abbildungen Tafel XXIV und XXV.

Sämtliche Figuren sind ebenso wie die der SCHREINERschen Arbeit bei ZEISS Apochr. Imm. 1.5 mm, Comp. Oc. 8 Tubusl. 130 auf Arbeitstischhöhe gezeichnet, nur Fig. 22, Tafel XXV, mit Ocular 12. Die hinter der Nummer der Figur unten stehenden Bezeichnungen geben in gleicher Weise wie in SCHREINERS Arbeit die Stelle des betr. Präparates an. Ser. 7, *b* 6 bedeutet so das Präparat Nr 7. 2. senkrechte Reihe (Etikette stets rechts) 6. Schnitt. Bei den Totalpräparaten sind die gezeichneten Stellen soweit möglich auf dem Deckglas angemerkt. Die Schnittpräparate beziehen sich sämtlich auf lückenlose Eisenhämatoxylinserien, die Totalpräparate sind teils mit Boraxkarmin, teils mit DELAFIELD-Orange gefärbt. In letzteren treten leider die achromatischen Teile nicht mehr so schön hervor wie ursprünglich bei der Untersuchung in Nelkenöl, da die Objekte jetzt in Canadabalsam liegen. Die chromatischen Teile erscheinen dadurch aber noch schärfer als früher. Die mit Ziffern bezeichneten Präparate lagen auch Herrn und Frau SCHREINER vor, die mit Buchstaben bezeichneten nicht.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Ser. 4, *d*6—*e*1. Drei Schnitte durch ein Ei in der späten Anaphase der zweiten Reifungsteilung. I—V die Chromosomen des Eipols, 1—5 die Elemente des Richtungskörperpols, *a*—*e* die fünf Spermakernchromosomen.

Fig. 2. Ser. 7, *a*6—*b*2. Drei Schnitte durch die Eier in der Telophase der zweiten Reifeteilung. Der erste, nicht abgebildete Schnitt enthält außer dem proximalen Centrosom nur ein kleines Chromatinstückchen, das zwischen *x* und *y* herausgeschnitten ist. *sp* Chromosomen des Spermakerns, *c* distales Centrosom.

Fig. 3. Ser. 7, *b*4—*c*1. Drei Schnitte durch die frühe Anaphase einer zweiten Reifeteilung. In *a* das distale Centrosom, der erste Richtungskörper (Rk_1) und der in fünf Chromosomen zerfallene Spermakern (*sp*), in *b* Beginn des Auseinanderweichens der Chromosomen, in *c* nur die beiden Chromatinstücke des Schnittes abgebildet.

Fig. 4. Ser. 7, *b*4—*c*1. Drei Schnitte durch die späte Anaphase der zweiten Reifeteilung. 1—5 die durchschnittenen zusammengehörigen Teile der distalen Chromosomen. *sp* Spermakern, *ss* Spermastrahlung, *dk* Dotterkernreste.

Fig. 5. Totalpräp. 15. Äquatorialplatte einer Furchungszelle eines 5-Zellenstadiums, vom Pol gesehen.

Fig. 6. Totalpräp. P. Telophase der Mitose einer Parenchymzelle eines erwachsenen Tieres. Unten die Chromosomen, in drei optischen Ebenen einzeln herausgezeichnet.

Fig. 7. Totalpräp. 15. Die Tochterplatten zweier frischgeteilter Furchungszellen eines 10-Zellenstadiums *a*, annähernd vom Pol gesehen, *b* gegen den Pol.

Fig. 8. Totalpräp. 15. Äquatorialplatte einer Furchungszelle eines 8-Zellenstadiums, schräg vom Pol gesehen.

Fig. 9. Totalpräp. P. Anaphase einer Epithelzelle des vas efferens. Ein Chromosom, im Äquator noch nicht verteilt.

Fig. 10. Totalpräp. O. Äquatorialplatte der Mikromere eines 3-Zellenstadiums, vom Pol gesehen. *x* Das stark gewundene Chromosom.

Fig. 11. Ser. 4. *c*3. Der in Schreiners Fig. 19, *b* gezeichnete Spermakern während der Telophase der ersten Reifeteilung.

Fig. 12. Totalpräp. 15. Telophase einer Furchung eines 12-Zellenstadiums.

Fig. 13. Totalpräp. T. Prophase einer Harnblasenepithelzelle, in zwei optischen Ebenen gezeichnet.

Fig. 14. Totalpräp. P. Späte Anaphase einer Spermatogonienmitose.

Fig. 15. Ser. 11, *d*3—4. Zwei Schnitte durch einen prophatischen Oogonienkern.

Fig. 16. Totalpräp. P. Äquatorialplatte einer Furchungszelle eines 6-Zellenstadiums mit stark gewundenen Chromosomen.

Tafel XXV.

Fig. 17. Ser. 7, *a*6. Erste Furchungsspindel. *a*. Reproduktion der Schreinerschen Abbildung Fig. 22, *b*. Die richtige Abbildung. *n* Nucleolus.

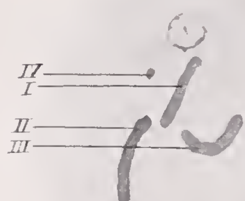
Fig. 18, 19. Ser. 11, *d*2—3. Zwei Schnitte durch die frühe Prophase der ersten Furchungsteilung. 18*a*, 19*a* Reproduktion der Schreinerschen Abbildung Fig. 20. 18*b*, 19*b* das richtige Bild.

Fig. 20. Ser. 4, *c*1. Äquatorialplatte einer zweiten Furchungsteilung. *a* Schreiners Abbildung Fig. 23, *b* das richtige Bild.

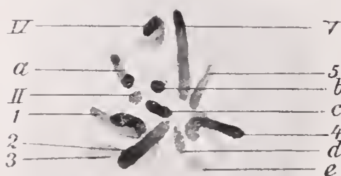
Fig. 21. Ser. 4, *b*8. Frühe Anaphase der zweiten Furchungsteilung mit akzessorischer Spermaspindel und den Querschnitten der Zugfasern, *dk* Dotterkern. 21*a* ein Chromosom deutlicher herausgezeichnet.

Fig. 22. Ser. 4, *b*9. Frühe Anaphase einer Ectodermzelle eines jungen Embryo.

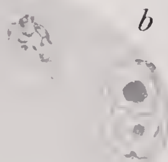








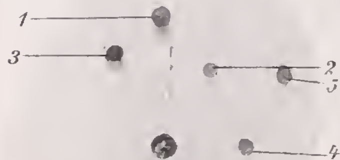




2.

3.

1.





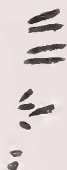


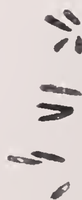
6.

a

5.



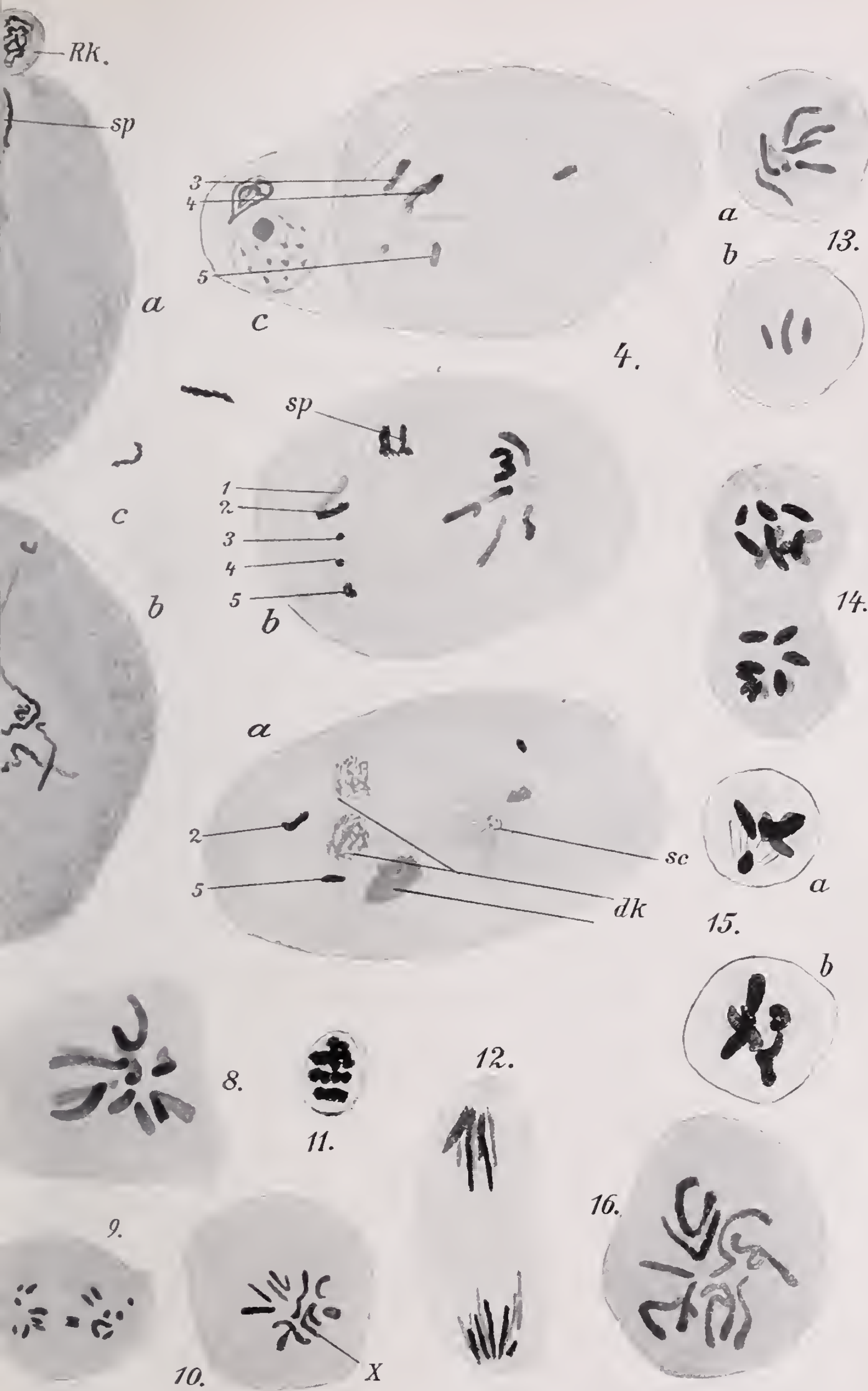




7.



b



dmann in Leipzig.



Goldschmidt

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des Eies von Tomopteris helgolandica, Greeff.

Von

Carl Dons.

(Aus dem Zootomischen Institute in Kristiania.)

Hierzu Tafel XXVI—XXIX und 14 Textfiguren.

Einleitung.

Diese Arbeit wurde im Zootomischen Institute unter der Leitung von Dr. philos. Kristine Bonnevie ausgeführt, und ich möchte hier die Gelegenheit benutzen, ihr meinen tiefgefühlten Dank für ihre wertvolle Führung zu bezeugen.

Das Ziel meiner Untersuchung war eine Beleuchtung der Frage nach dem Verhältnisse zwischen Eiern und Nährzellen bei *Tomopteris helgolandica.*

Diese Annelide kommt bei Dröbak im Kristianiafjord auf einer Tiefe von etwa 75—100 Faden vor.

Die Tomopteriden nehmen eine Ausnahmestellung zwischen den polychäten Anneliden ein, indem sie nur ein Paar ihrer Borsten — die zwei großen »Cirren« — behalten haben. Auf den Seiten sieht man eine Reihe (13 bis 21) Parapodien, die dem Schwimmen angepaßt sind, indem sie mit einer »Flosse« umgeben sind.

Die große, geräumige Leibeshöhle umgibt den Darm und wird direkt in den Parapodien und ihren zwei Ästen fortgesetzt, wo die Geschlechtsorgane gelegen sind. Diese sind immer paarweise vorhanden — eins im dorsalen und eins im ventralen Aste des Parapodiums. Die Geschlechter sind getrennt. Beim geschlechtsreifen Weibchen werden außerdem eine Menge zu Gruppen vereinigte Generationszellen in der Leibeshöhle herumschwimmend vorgefunden.

In betreff der Anatomie und der Lebensweise des Tieres weise ich übrigens auf die Abhandlung von SCHWARTZ (1905) und in betreff der Generationsorgane auf diejenige von FULLARTON (1895) hin.

Die Entwicklung der Eier bei *Tomopteris* wurde von LEUCKART und PAGENSTECHER (1858) und später von CARPENTER und CLAPARÈDE (1859 und 1860) kurz berührt, ohne daß jedoch die Generationsorgane speziell der Gegenstand ihrer Untersuchung gewesen wären. Über die Eier wurde nur bemerkt, daß sie in der ganzen Leibeshöhle als Klumpen von Zellen herumflössen, von denen sich jede zu einem Ei entwickelte.

KEFERSTEIN (1861) dagegen fand, daß nur die eine der Zellen entwickelt wurde, während die übrigen zuletzt nur als ein »kleiner Anhang« anwesend waren.

In derselben Richtung spricht sich auch VEJDOVSKY (1878) aus; er berichtet, daß eine gewisse Anzahl von Zellen gleichzeitig aus dem Ovarium gelöst werden, und von diesen entwickelt sich nur die eine auf Kosten der übrigen zum Ei.

Auch GREEF (1879) und PRINCE (1888) vertreten eine ähnliche Auffassung, indem sie die kleinen Zellen als Nährzellen betrachten.

Eine mehr eingehende Untersuchung, größtenteils auf *Tomopteris euchaeta* ausgeführt, wurde dann von CHUN (1888) veröffentlicht. Er fand bei dieser Art die Ovarien immer an der Dorsalseite der Parapodien gelegen. Von jedem Ovarium werden 18 Gruppen von Eizellen (»Eierballen«) entwickelt, und diese Gruppen bestehen immer aus je acht Zellen, die anfangs gleich groß sind. Später findet man sie wieder in der Leibeshöhle; da hat sich aber die eine Zelle auf Kosten der übrigen stark entwickelt.

Die ausführlichste Beschreibung des Verhaltens der Eier bei *Tomopteris* ist jedoch von FULLARTON (1895) geliefert.

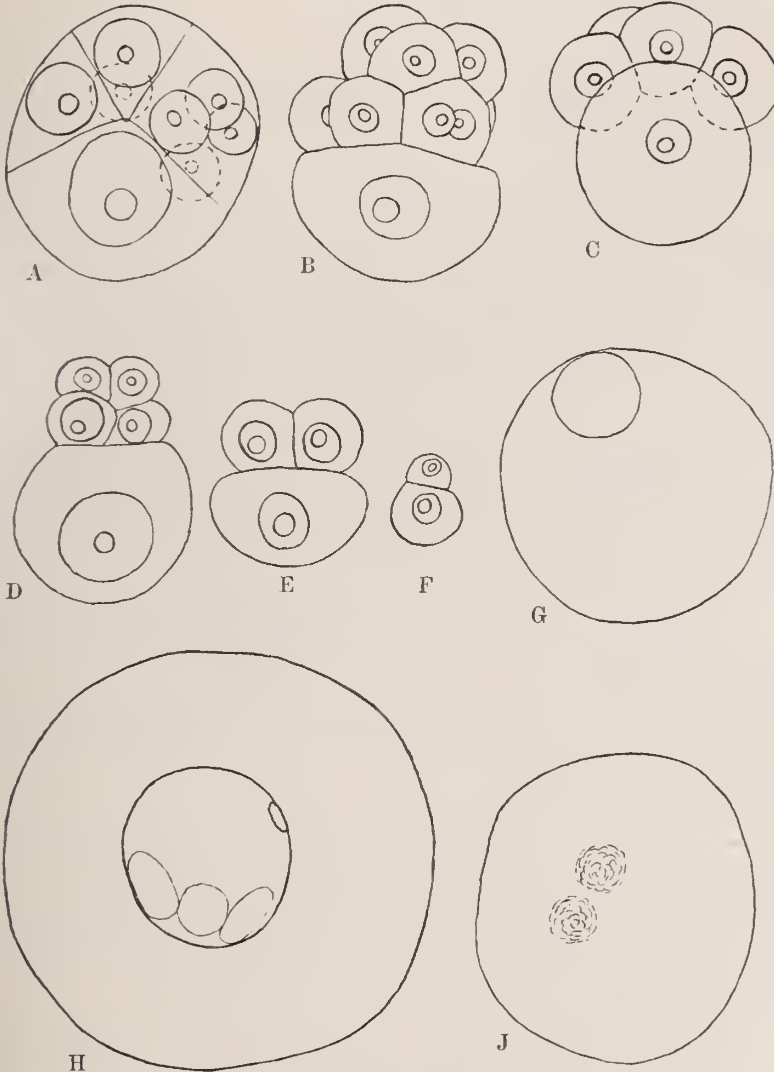
Seine Anschauung ist in kurzen Zügen die folgende:

Ehe die Eier reif sind, werden sie vom Ovarium getrennt und dann immer gruppenweise zu kugelförmigen Körpern vereinigt. (Textfig. A.)

Betreffs der vom Ovarium gelösten Zellgruppen ist FULLARTON der Meinung, daß sie in zwei verschiedene Serien einzuordnen sind, von denen die eine die verschiedenen Stadien der Entwicklung des Eies repräsentiert (Fig. A—G) — die andre dagegen die ersten Furchungsstadien (Fig. H—O). Auch hier findet man immer eine große Zelle mit einer Anzahl kleineren verbunden. Die große nennt er »Makromere« — die kleinen »Mikromeren«. Er glaubt auf nach-

einander folgenden Stadien die Makromere mit 1, 2, 4, 8, 16 und 32 Mikromeren vereinigt gesehen zu haben. (Fig. K—O.)

Textfig. A—J.



Entwicklung der Eier von *Tomopteris* (nach FULLARTON).

Obgleich diese zwei Serien einander recht ähnlich sind, meint er doch in dem Vorhandensein von viel oder wenig Deutoplasma (Dotter) ein Mittel gefunden zu haben, die Glieder beider Serien zu

erkennen. Auch glaubt er, daß von allen nach dem Stadium der Fig. G folgenden Eiern ein Richtungskörper ausgestoßen sei.

Er teilt daher die Eier, die man in der Leibeshöhle findet, in drei Gruppen:

1. Unreife Eier in Entwicklung.
2. Reife Eier.
3. Furchungsstadien.

In betreff des inneren Baues der Eier glaubt FULLARTON folgendes gesehen zu haben:

Vor der Loslösung vom Ovarium bestehen die Zellen wesentlich nur aus Protoplasma, und die jüngsten, freigewordenen Zellgruppen sind daher, was ihre Struktur betrifft, von denen des Ovariums nicht zu unterscheiden. Je nachdem aber der Reifungsprozeß vorwärtsschreitet, werden die Eier anders gefärbt, weil Deutoplasmakugeln im Inneren der Zellen — und speziell in der großen Zelle — entstehen.

Auf einem späteren Stadium beobachtete er einige Vacuolen im Kerne der Eizelle (Fig. H), und er meint, daß dieses die Einleitung der Teilung des Kernes sei, obwohl er einen Richtungskörper — und zwar nur ein einziges Mal — erst auf einem etwas späteren Stadium vorgefunden hat (Fig. K).

Auf diesem Stadium sei das Deutoplasma gleichmäßig in der Makromere verteilt, während die Mikromeren nur aus Protoplasma bestehen.

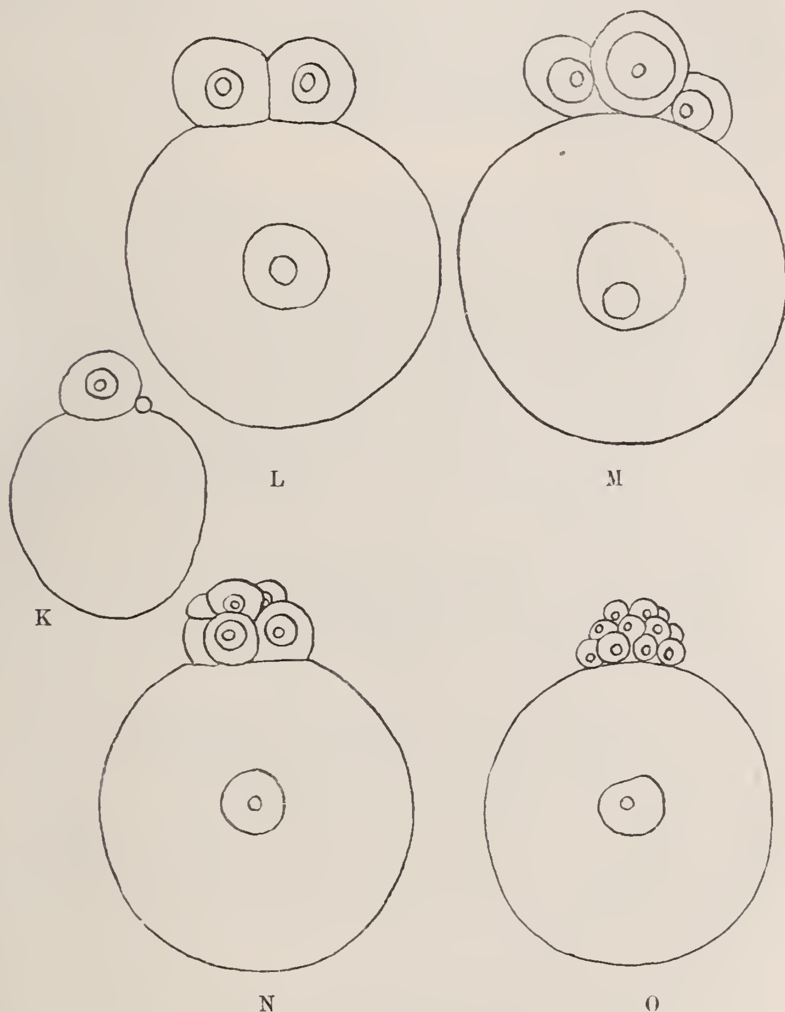
Die Furchung wird nach FULLARTON bis zu einem Stadium, auf welchem die Makromere mit 32 Mikromeren vereinigt ist, in der Leibeshöhle fortgesetzt.

Im Gegensatze zu KEFERSTEIN und CHUN vertritt FULLARTON — nach dem obigen — die Meinung, daß die von einer großen und einer Anzahl kleinerer Zellen bestehenden Gruppen nicht ohne weiteres als Eier mit ihren Nährzellen betrachtet werden können — sondern daß solche Gruppen auch in gewissen Fällen Furchungsstadien — Makro- und Mikromeren — repräsentieren.

Neuerdings hat VEJDOVSKY (1907) durch Untersuchungen über *Enchytraeus humicultor* Verhältnisse gefunden, die der Eibildung der Tomopteriden ganz entsprechen, indem auch bei diesem Tier Zellgruppen aus je acht Zellen (»Oktaden«) vorhanden sind — und zwar ist er zum Resultat gekommen, »daß hier nur Oktaden entstehen, aus deren Komponenten fortschreitend die Zellen nacheinander zu Eiern heranwachsen«. (S. 12.)

Er vermutet daher, daß auch bei den Tomopteriden sich die kleinen Zellen nacheinander zu Eiern entwickeln werden. —

Textfig. K—O.



Furchung der Eier von *Tomopteris* (nach FULLARTON).

Durch die vorliegende Untersuchung habe ich versucht, diese Verhältnisse aufzuklären, indem ich die einzelnen Komponenten einer Zellgruppe von Anfang bis zum Ende ihrer Entwicklung möglichst eingehend studiert habe.

Mein Material ist an der Biologischen Station zu Dröbak größtenteils von Dr. K. E. Schreiner eingesammelt und in Zenkers oder in Hermanns Flüssigkeit fixiert worden.

Die Untersuchung der Totalpräparate wurde nach Färbung mit Borax-Carmin vorgenommen, und zwar wurden die Zellgruppen teils frei unter dem Deckglase, teils innerhalb der Parapodien oder der ganzen Tiere beobachtet und abgebildet.

Die Schnittpräparate wurden meistens mit Heidenhains Eisenhämatoxylin gefärbt.

Die normale Entwicklung der Zellgruppen.

Das Ovarium ist bei *Tomopteris* walzenförmig, in dem einen Ende etwas zugespitzt, und es füllt die Spitze des Parapodiums mehr oder weniger aus. Es streckt sich an der einen Seite desselben entlang, und die in ihrer Entwicklung am weitesten vorgeschrittenen Zellen liegen gewöhnlich oberflächlich — gegen die Leibeshöhle gekehrt.

Fig. 1 (Taf. XXVI) stellt ein Übersichtsbild eines solchen Ovariums — 100mal vergrößert — dar. Nur die oberflächlich gelegenen Kerne, die sich auch ohne Färbung deutlich erkennen lassen, wurden in die Figur eingezeichnet.

Das Ovarium von *Tomopteris* hat eine durchschnittliche Dicke von 0,3 mm, und seine Länge ist etwa 0,9 bis 1 mm.

Wie in der Einleitung angedeutet, finden wir im Cölom Zellgruppen, die vor kürzerer oder längerer Zeit von dem Ovarium abgelöst sind. Andre liegen nach der Oberfläche des Ovariums an — so z. B. vier Gruppen in Fig. 1, die eben im Begriff sind, sich vom Ovarium abzulösen, um in der Leibeshöhle ihr Wachstum fortzusetzen.

Wie Chun schon früher nachgewiesen hat, ist die Anzahl der Zellen in jeder dieser Gruppen konstant, indem die Gruppen mit wenigen Ausnahmen aus je acht Zellen bestehen. Die Gruppierung der Zellen geschieht schon eine beträchtliche Zeit vor dem Loslösen der Zellgruppe vom Ovarium; es wird daher von Interesse sein, den Bau des Ovariums näher zu betrachten.

In dem in Fig. 1 abgebildeten Ovarium sieht man (oben rechts) drei scharf markierte gebogene Linien, von denen jede die äußere Oberfläche einer später sich ablösenden Zellgruppe repräsentiert.

Betrachten wir die Oberfläche des Ovariums etwas näher, so finden wir stellenweise lichtbrechende Linien, die sich unter mehr oder weniger stumpfen Winkeln begegnen und so das Ovarium in eine Anzahl polygonaler Felder zerlegen. Auf diese Weise ist das

ganze Ovarium in der Tat in Felder zerstückelt, und jedes Feld umschließt mehrere kleine Zellen. Die Grenzen der einzelnen Zellen sind weniger deutlich als diejenigen der Zellgruppen.

Dies scheint nach CHUN auch bei *Tomopteris euchaeta* der Fall zu sein; hier fand er aber in jedem Ovarium nicht mehr als 18 Zellgruppen, während bei *Tomopteris helgolandica* deren manchmal so viele vorkommen, daß ein genaues Zählen ganz unmöglich wird. Ich bin jedoch zur Annahme geneigt, daß jedes Ovarium wenigstens 100 Zellgruppen enthält.

Die Entwicklung der Eier ist in Fig. 2—24, Taf. XXVI und XXVII dargestellt.

Fig. 2 zeigt eine kleine Gruppe von acht Oocyten, die noch in einem Ovarium lagen. Alle acht Zellen sind hier sowohl in betreff der Größe und Struktur ihrer Kerne als auch bezüglich ihres Cytoplasmas einander genau ähnlich. Deutliche Grenzen zwischen den verschiedenen Zellen ließen sich in meinem Präparate nicht wahrnehmen.

Die übrigen Figuren auf Taf. XXVI stellen Bilder von Zellgruppen dar, die frei im Cölome gefunden worden sind.

Fig. 3—5 sind drei aufeinanderfolgende Stadien, wo die acht Zellen sich noch nicht voneinander unterscheiden. Sämtliche haben sich gleichmäßig entwickelt; besonders sind die Kerne größer geworden, obgleich auch das Cytoplasma eine bedeutende Vermehrung erfahren hat.

Im Centrum der etwa kugelförmigen Gruppe stoßen die acht Zellen mit pyramidenförmig gespitzter Oberfläche zusammen; ihre sich nach außen wendenden Flächen sind dagegen kugelförmig abgerundet.

In Fig. 6, wo wir dieselben acht Zellen wiederfinden, ist die eine (und speziell ihr Kern) etwas größer als die übrigen sieben; diese haben aber auch an Volumen zugenommen, wenn auch nicht so sehr wie die erste, in der wir schon jetzt das zukünftige Ei erkennen können.

Noch deutlicher tritt dieser Unterschied in Fig. 7 hervor, wo eine Zelle den übrigen an Größe absolut überlegen ist, so daß sie auf der Oberfläche der Zellgruppe jetzt deutlich hervortritt. Die sieben kleinen dagegen haben schon auf diesem Stadium ihr Wachstum im wesentlichen vollendet.

Während ihres weiteren Wachstums (Fig. 8—10) nähert sich die Eizelle immermehr an die Kugelform. Auf einem Stadium, wo sie an Volumen etwa die Hälfte der ganzen Zellgruppe einnimmt, zeigt

die letztere sehr oft ein charakteristisches Aussehen (Fig. 10). Die ovale Zellgruppe ist senkrecht zur Längsachse biskuitförmig eingeschnürt, so daß sie beim ersten Blick wie von zwei Halbkugeln zusammengesetzt scheint. Eine der Hälften wird hier von der Eizelle gebildet — die andre von den sieben kleineren Zellen. — Man findet jedoch auch nicht selten eine andre Lagerung der Zellen.

So zeigt Fig. 11 ein etwas späteres Stadium, an welchem die kleinen Zellen wie in einem Kranze auf der Eizelle liegen. Dasselbe ist auch mit der in Fig. 12 abgebildeten Gruppe der Fall.

Bis jetzt haben wir immer eine intime Vereinigung zwischen der großen Zelle und den kleinen gefunden; diese Verbindung wird aber immer mehr locker (Fig. 13—16), indem die Gruppe der kleineren Zellen, anstatt mit breiter Basis der Oberfläche der Eizelle anzuliegen, sich jetzt immer mehr abrundet.

Dadurch wird die völlige Trennung der kleinen Zellen von der Eizelle vorbereitet (Fig. 17—20).

Diese kann auf verschiedene Weise geschehen; entweder werden sich alle kleinen Zellen auf einmal loslösen, oder sie fallen einzeln oder in kleinen Portionen ab. — In Fig. 17 ist noch die kleine Zellgruppe mittels ihrer zwei untersten Zellen lose an der Eizelle befestigt. Zwischen den Zellen wird man leicht einen kleinen, vollständig offenen Raum bemerken.

In Fig. 18—19 sind zwei Fälle abgebildet, wo eine geringere Anzahl kleiner Zellen an der Eizelle haften geblieben sind; zuweilen habe ich auch nur eine einzige derselben vorgefunden, während die übrigen sechs Zellen schon abgeworfen waren.

In Fig. 20 haben wir eine Gruppe vor uns, in welcher die sieben kleinen Zellen augenscheinlich im Begriff sind, sich abzulösen, indem die Berührung mit der Eizelle nur noch durch eine einzige Zelle vermittelt wird.

Die Eizelle setzt, nach der Abtrennung der kleinen Zellen, noch eine Zeitlang ihr Wachstum fort (Fig. 21—23).

Obgleich ich die Verhältnisse der Eier bei einer sehr großen Anzahl von Individuen sowohl an Schnitten als an Totalpräparaten untersucht habe, war es mir nicht möglich, einen einzigen Fall nachzuweisen, in welchem die Reifungsteilungen ihren Anfang genommen hatten. Die Chromosomen scheinen in den größten Oocyten fertig gebildet zu sein, liegen aber innerhalb einer Kernmembran, die noch kein Zeichen der Auflösung zeigt.

Auch war es mir nicht möglich, die Eier der eingefangenen Weibchen künstlich zu befruchten und so zu weiterer Entwicklung zu bringen.

Die kleinen, abgelösten Zellen habe ich, wie es zu erwarten war, einzeln oder zu Gruppen vereinigt, in der Leibeshöhle wieder vorgefunden. Eine solche Gruppe, die wahrscheinlich eben abgelöst worden ist, ist in Fig. 24*a* und *b* zu sehen.

Die Struktur dieser Zellen ist noch im wesentlichen dieselbe wie auf früheren Stadien.

Dagegen zeigt Fig. 24*c* eine Eigentümlichkeit, die hier erwähnt werden muß, da sie in den abgelösten Zellen eine große Verbreitung zu haben scheint, diejenige nämlich, daß in zwei Zellen das Kernkörperchen nicht mehr nachweisbar ist.

In andern Fällen habe ich gefunden, daß auch der Kern aufgelöst war, während die ganze Struktur der Zellen darauf hindeutete, daß dieselben in Degeneration begriffen waren.

Zuletzt möchte ich noch die Frage von dem Zeitpunkte der Ablösung der Zellgruppe vom Ovarium mit einigen Worten erörtern.

Ich habe gefunden, daß dieser Zeitpunkt nicht ganz konstant ist; die Regel scheint aber die zu sein, daß die Zellgruppe nicht vom Ovarium abgelöst wird, ehe eine Zelle schon größer als die übrigen geworden ist. Doch geschieht es oft, daß die Gruppe noch eine Zeit lang liegen bleibt, bis sie das Stadium, das in Fig. 7 abgebildet ist, erreicht hat.

Sogar das Stadium der Fig. 9 — ja selbst das »Halbkugelstadium«, Fig. 10 — mag noch im Ovarium gefunden werden; die große Zelle ragt dann über die Oberfläche des Ovariums weit hinaus.

Auf der andern Seite werden jedoch auch zuweilen ganz junge Stadien (Fig. 4—6) frei in der Leibeshöhle vorgefunden.

Der Grund dieser Unregelmäßigkeit mag in dem Umstande gesucht werden, daß die Ablösung vom Ovarium immer periodisch geschieht, indem eine größere oder kleinere Anzahl Zellgruppen gleichzeitig abgelöst wird. Obwohl diese in der Regel auf der gleichen Entwicklungsstufe stehen, so werden hierbei doch mit den größeren Zellgruppen zusammen auch einige jüngere Gruppen von der Oberfläche des Ovariums mitgerissen.

Daß eine solche periodische Ablösung stattfindet, schließe ich daraus, daß man zuweilen bei einem und demselben Individuum abgelöste Zellgruppen zweier verschiedener Durchschnittsgrößen finden

kann — beispielsweise die Stadien Fig. 17—29 und 7—10, jede Serie reichlich vertreten, während die Stadien Fig. 11—16 bei demselben Individuum äußerst spärlich auftreten.

Dieses Verhalten läßt sich, glaube ich, nur durch eine periodische Ablösung der Zellgruppen vom Ovarium erklären. Die Ovarien eines Individuums stehen nämlich alle auf der gleichen Entwicklungsstufe, und ein Unterschied in der Entwicklung der Zellgruppen läßt sich also auf ihre Abstammung von verschiedenen Ovarien nicht zurückführen.

Abnorme Eibildungen.

Durch Untersuchung einer sehr großen Anzahl von Zellgruppen habe ich mich von dem überaus regelmäßigen Verlauf ihrer oben beschriebenen Entwicklung überzeugt. Doch sind mir dabei auch einige Abweichungen von dieser Regel vor Augen gekommen, die jetzt beschrieben werden sollen.

Die am häufigsten vorkommenden Abnormitäten sind Zwillingsbildungen.

Diese bestehen darin, daß es nicht acht Zellen sind, die eine Zellgruppe bilden, sondern 16, also genau die doppelte Anzahl.

Dieses lenkt unwillkürlich den Gedanken darauf hin, daß hier eine Verschmelzung von zwei der normal vorkommenden Zellgruppen stattgefunden habe.

Daß diese Annahme richtig ist, geht durch eine nähere Betrachtung der Doppelgruppen deutlich hervor. Jede von diesen enthält nämlich zwei Zellen, deren Kerne größer sind als diejenigen der übrigen 14, unter sich gleichgroßen Zellen.

Diese Verschmelzung beider Gruppen muß noch im Ovarium stattgefunden haben, indem ihre Berührung aus irgend einem Grunde zu intim geworden ist. Ohne Ausnahme habe ich die beiden Gruppen auf unter sich gleicher Entwicklungsstufe gefunden.

Die Zwillingsgruppen zeigen alle Übergänge von einer nur oberflächlichen Berührung der beiden Zellgruppen bis zu einer völligen Verschmelzung (Fig. 25—31).

Die Verbindung der zwei Gruppen in Fig. 25 ist sehr lose. — In Fig. 26 und 27 ist sie mehr intim, indem die beiden Zellgruppen mit relativ breiter Fläche einander berühren.

Auffallend ist es, daß in diesen beiden Fällen die zwei großen Zellen der Zwillingsgruppen nicht in der Längsachse derselben orientiert sind, sondern auf der seitlichen Oberfläche ihren Platz gefunden haben, und zwar beide auf derselben Seite.

Dieses Verhalten habe ich bei einer Betrachtung der Zwillingsgruppen sehr regelmäßig wiedergefunden, obwohl es nicht immer deutlich aus den in einer Ebene ausgeführten Abbildungen hervorgeht. Man findet aber auch, daß die zwei großen Zellen niemals dicht aneinanderliegen, sondern immer mit einigen dazwischen eingeschobenen kleinen Zellen.

Fig. 28 ist ein Beispiel eines noch mehr ausgeprägten Zusammenwachsens; nur auf der einen Seite ist hier die Grenze zwischen beiden ursprünglichen Zellgruppen durch eine Einbuchtung der Oberfläche markiert.

Die beiden großen Kerne sind auch in diesem Falle einander ganz ähnlich, und es ist nicht unwahrscheinlich, daß sie sich nach der Abtrennung der kleineren Zellen zu zwei normal entwickelten Eiern entwickeln werden.

Die Verschmelzung der Zellgruppen kann jedoch auch weiter gehen, wie in Fig. 29. Hier läßt sich nicht mehr mit Bestimmtheit entscheiden, welche von den Kernen zu der einen oder der andern Gruppe gehören.

Auch hier finden wir die großen Zellen in der früher besprochenen Weise orientiert; ihre Kerne sind aber nicht mehr gleich groß; der links gelegene ist etwas größer und augenscheinlich auch von einer größeren Cytoplasmamasse umgeben. Auch hier scheint jedoch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß sich beide Zellen in zwei selbständige Eier entwickeln werden.

Anders ist das Verhältnis in Fig. 30. Der Unterschied zwischen den beiden größten Zellen ist hier sehr beträchtlich.

Es ist daher auch wahrscheinlich, daß die zweite größte Zelle in diesem Falle nicht mit der größten, sondern vielmehr mit den 14 kleinen Zellen in ihrem weiteren Verhalten übereinstimmen wird.

Der letzte Schritt einer Umbildung der Zwillingsgruppen ist in Fig. 31 (Taf. XXVIII) abgebildet. Wir haben hier noch, wie früher, eine Gruppe von 16 Zellen, unter denen aber nur eine große Zelle erkennbar ist, während die übrigen 15 Zellen von unter sich gleicher Größe sind.

Außer den Zwillingsbildungen kommen ausnahmsweise noch andre Kombinationen der Zellen vor.

So habe ich einmal eine Gruppe gefunden, die nur aus vier Zellen zusammengesetzt war (Fig. 32).

Ferner habe ich, wie in Fig. 33 abgebildet, eine Gruppe von zwölf Zellen gefunden, von welchen eine größer war als die übrigen.

Auffallend ist es, daß die Zahl vier für die verschiedenen Kombinationen überall zugrunde liegt.

Noch möchte ich eine Reihe Abnormitäten andrer Art zusammenstellen.

In Fig. 34*a*—*e* sind einige vereinzelt auftretende Zellen abgebildet, die man vielleicht als abortive Eizellen betrachten muß.

Fig. 35 zeigt der andern Seite eine übrigens normal entwickelte Gruppe, deren Zellen sämtlich beträchtlich größer sind als die Norm (vgl. Fig. 6).

Endlich findet man zuweilen Gruppen oder einzelne Zellen, die wahrscheinlich wegen eigentümlicher Druckverhältnisse mehr oder weniger deformiert worden sind (Fig. 36 und 37). Von Interesse ist es, daß in der in Fig. 37 abgebildeten Zelle der Kern seine ursprüngliche Form bewahrt hat, während das Cytoplasma zu einem wurstförmigen Körper zusammengedrückt ist.

Alle diese eben erwähnten abweichenden Bildungen sind bei Tieren gefunden, bei welchen die Eier übrigens völlig normal entwickelt waren.

Bei einem einzelnen Weibchen habe ich dann auch gefunden, daß in sämtlichen Zellgruppen die großen Zellen relativ schwach entwickelt waren, jedoch nicht so klein wie diejenigen der Fig. 34.

Fig. 38—46 zeigen eine Reihe Zellgruppen aus diesem Individuum, und ein Vergleich mit den entsprechenden Stadien der normal entwickelten Zellgruppen (Taf. XXVI und XXVII, Fig. 15—23) muß die Vorstellung erwecken, daß wir es hier mit einer scharf markierten Variation zu tun haben.

Ganz ausnahmsweise habe ich bei diesem Individuum zwei Zellgruppen gefunden, die ein wenig größer waren als die übrigen (Fig. 44 und 45); diese stehen jedoch gegen die normalen Zellgruppen an Größe zurück.

Wie in der Einleitung erwähnt, glaubte FULLARTON, unter den in der Leibeshöhle bei *Tomopteris* schwimmenden Zellgruppen zwei verschiedene Serien nachgewiesen zu haben; die eine Serie repräsentiere die Entwicklung der Eier vor der Reifung, während in der andern die ersten Furchungsstadien zu ersehen seien. Seine Auffassung war wesentlich darauf gestützt, daß er in einem einzigen Falle die Gegenwart eines Richtungskörpers nachgewiesen zu haben glaubte.

Im Gegensatz dazu habe ich gefunden, daß der Reifungsprozeß der Eier nicht innerhalb des Muttertieres, sondern erst nach dem Ablegen der Eier stattfindet.

Auch FULLARTON hat keine Spur der beiden Reifungsteilungen demonstrieren können. Der von ihm beschriebene kleine »Richtungskörper« (Textfig. K) darf daher wohl nur als ein zufälliges Fremdkörperchen betrachtet werden, welches dem Ei anlag.

Eine nähere Betrachtung der Figuren FULLARTONS ergibt, daß seine frühesten Stadien (Textfig. A—D) ohne weiteres mit den von mir in Fig. 7—12 abgebildeten Zellgruppen zusammengestellt werden können, obwohl das gegenseitige Größenverhältnis der Kerne in seinen Abbildungen größere Variationen zeigt, als es in der normalen Entwicklung der Fall ist.

Textfig. E und F, die, nach FULLARTON, auch Stadien aus der Entwicklung der Zellgruppen seien, müssen wahrscheinlich als kleine, abgelöste Zellen (vgl. Fig. 24) aufgefaßt werden.

Fig. H entspricht einem der von mir in Fig. 21—23 abgebildeten Stadien; Fig. J dagegen, die — obgleich viel kleiner als die in Fig. H abgebildete Zelle — von FULLARTON als ein nachfolgendes Stadium bezeichnet wird, läßt sich wohl kaum als ein normales Bild auffassen.

Von FULLARTON wird dann auch (Textfig. K—O dieser Abhandlung) eine Reihe von »Furchungsstadien« der *Tomopteris*-Eier illustriert, die sich aber in nichts Wesentlichem von den eben besprochenen Bildern unterscheiden. Die Reifung der Eier geschieht aber, wie schon oben erwähnt wurde, erst nachdem sie die Leibeshöhle des Muttertieres verlassen haben; und es ist dann auch klar, daß FULLARTONS »Furchungsstadien« einer andern Deutung unterliegen müssen.

Ihrer Gestalt nach stimmen sie mit den von mir in Fig. 15—20 abgebildeten Stadien sehr wohl überein; ich halte es auch für zweifellos, daß sie an dieser Stelle als Entwicklungsstadien unreifer Eier einzureihen sind.

Ein Bild wie Textfig. O mit 16 oder 32 kleinen Zellen (»Mikromeren«) habe ich jedoch in meinen Präparaten nie vorgefunden.

Der innere Bau der Zellgruppen (Taf. XXIX).

Die ersten Generationen der Keimzellen, die Oogonien, stimmen in ihrer ganzen Entwicklung mit den Spermatogonien überein, wie sie von A. und K. E. SCHREINER (1906) beschrieben worden sind.

Ich kann daher hier direkt zu einer Erörterung der Frage übergehen, wie sich die acht Zellen einer Zellgruppe gegenseitig zu einander verhalten — ob sie alle von Anfang an gleichwertig sind, auf welchem Stadium ihre divergierende Entwicklung anfängt, und wie sich ihre Divergenz zuerst Ausdruck gibt.

Um über die erste Frage Klarheit zu bekommen, wird es notwendig sein, auf den Bau des Ovariums wieder einen Blick zu werfen. Ein Schnitt eines zum Teil ausgeleerten Ovariums ist in Fig. 47 abgebildet. Einzelne Zellgruppen lassen sich hier leicht von ihren Umgebungen unterscheiden, während es an andern Stellen nicht möglich ist, die späteren Zellgruppen zu erkennen.

Von Wichtigkeit ist es jedoch, daß in allen Gruppen — mögen sie aus nur acht oder mehreren Zellen bestehen — sämtliche Zellen einander vollständig ähnlich sind.

Fig. 48 zeigt einen Teil eines solchen Ovariums, stärker vergrößert. Wir sehen hier elf zu einer Gruppe gehörige Zellen, deren Kerne alle dasselbe Bild zeigen. Das Chromatin ist in allen auf dieselbe Weise verteilt — in dicken, bügelförmigen Bändern. Ein Vergleich mit den von A. und K. E. Schreiner (1906) gegebenen Abbildungen der Spermatocyten von *Tomopteris* macht es wahrscheinlich, daß wir hier ein der Chromosomenkonjugation folgendes Stadium vor uns haben.

Fig. 49 zeigt eine wohlbegrenzte Gruppe von acht Zellen (eine Zelle ist nur bei tieferer Einstellung zu sehen); auch diese sind sowohl an Größe als auch in betreff ihrer inneren Struktur einander völlig ähnlich.

Die bivalenten Chromosomen haben auch hier überall die charakteristische Bügelform — sie sind dick und verhältnismäßig kompakt.

Sämtliche Kerne enthalten außerdem dicht unter ihrer Oberfläche ein plattenförmig intensiv schwarz gefärbtes Körperchen, in welchem oft ein hellerer Streifen gesehen wird. Eine Verbindung zwischen diesem eigentümlichen Körper und den Doppelbügeln habe ich nicht wahrgenommen.

Alle Zellen einer Zellgruppe zeigen sich also noch als typische Oocyten, unter sich völlig gleichwertig. Ihre Ähnlichkeit dauert noch während der zunächst folgenden Entwicklungsstufen fort, wie es aus den Fig. 50—51 hervorgeht.

Wir sehen hier die allmähliche Umbildung der Chromosomen beim Beginn der Wachstumsperiode der Oocyten. Da aber die Färb-

barkeit des Chromatins auf diesen Stadien stark abnimmt, war es mir nicht möglich, die Detaills dieser Umbildung zu verfolgen.

Auf dem Stadium der Fig. 52 sieht man die erste Spur einer divergierenden Entwicklung der Zellen, indem hier eine Zelle etwas größer ist als die übrigen.

Um die letzte Frage zu beantworten — worin die Divergenz der Zellen bestehe —, werde ich im folgenden die weitere Entwicklung der späteren Eizelle und die der kleinen Zellen getrennt behandeln.

Fig. 53—57 zeigen Schnitte einer Reihe der aufeinanderfolgenden Stadien der Wachstumsperiode.

Die Eizelle. In betreff der Kernstrukturen habe ich, wie schon oben erwähnt, nur wenig mitzuteilen.

Der Nucleolus wird während der ganzen Wachstumsperiode sehr stark gefärbt; in seiner Nähe findet man (Fig. 53) zwei kleinere, kugelförmige Körperchen — meist eins an jeder Seite des Nucleolus[1]).

Die Chromosomen, die eine Zeitlang in meinen Präparaten unsichtbar waren, kommen in der letzten Hälfte der Wachstumsperiode wieder zum Vorschein (Fig. 54 u. flg.). Sie sind jetzt kurz fadenförmig, stellenweise mit einer deutlichen Längsspalte. Sie liegen in der Regel in einer der Hälften des Kernes; sehr oft scheinen jedoch ein oder zwei Chromosomen mit dem Nucleolus in Verbindung zu stehen (Fig. 56—57)[2]).

Am Ende der Wachstumsperiode nehmen die Chromosomen bedeutend an Dicke zu und sind gewöhnlich an einer Stelle der Kernvacuole dicht angesammelt (Fig. 57).

Im Cytoplasma haben auch Änderungen stattgefunden, die in einer sehr reichlichen Dotterbildung resultiert haben.

Auf dem Stadium der Fig. 53 kommen an der äußeren Oberfläche des Kernes zahlreiche, stark färbbare Körnchen zum Vorschein. Einzelne derselben werden auch frei im Cytoplasma vorgefunden.

Das Cytoplasma bildete in den jungen Oocyten eine gleichförmige, feinkörnige Masse, die jedoch zuweilen (Fig. 52) konzentrische Struktur erkennen ließ.

Auf demselben Stadium, wo die chromatischen Körnchen außerhalb der Kernmembran zum Vorschein kommen, setzt auch im Cyto-

---

[1]) In den übrigen Eizellen werden dieselben auch gefunden (Fig. 54, 55 und 57), sind aber in den abgebildeten Schnitten nicht zu erkennen.

[2]) Dies ist auch in den Stadien Fig. 54—55 der Fall; der Berührungspunkt ist aber in den abgebildeten Schnitten nicht getroffen.

plasma eine Differenzierung ein, die sich zuerst in einem mosaikähnlichen Aussehen desselben Ausdruck gibt. Das Cytoplasma zeigt jetzt auf Schnitten gleichmäßig verteilte, polygonale Felder, die dunkler gefärbt sind als die dazwischenliegenden Teile.

Diese ersten »Dotterelemente« (KORSCHELT und HEIDER) machen jedoch bald den eigentlichen Dotterkörnchen Platz, die später zu großen Kugeln anwachsen (Fig. 54—57 u. 60). Auf Fig. 54 sieht man schon einzelne schwach gefärbte, ganz kleine Körner im Cytoplasma auftreten. Später kommen deren mehrere zum Vorschein, während die ersten an Größe und Färbbarkeit zunehmen (Fig. 55—57). Sie liegen völlig unregelmäßig im Cytoplasma. Sie werden in mittelgroßen Eiern mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz gefärbt.

Auf einem späteren Stadium (Fig. 60) finden wir dagegen, daß sie an Färbbarkeit abgenommen haben, während sie aus einer Menge feiner Körnchen zusammengesetzt erscheinen.

Ob und wie weit die in den jungen Eizellen auf der Kernoberfläche befindlichen chromatischen Körperchen bei der Dotterbildung eine Rolle spielen, konnte ich nicht sicher entscheiden. Ausgeschlossen scheint es mir aber nicht, daß die kleinsten, zuerst auftretenden Dotterkörnchen (Fig. 54) mit denselben in genetischem Zusammenhang stehen.

Die kleinen Zellen entwickeln sich, wie aus den Abbildungen hervorgehen wird, anfangs genau wie die Eizelle, obwohl sie mit dem Größenwachstum derselben nicht Schritt halten.

Der Nucleolus ist wohl entwickelt, und auch hier finden wir die zwei kleinen Nucleolen neben dem großen wieder.

Ebenso finden wir, daß eine Chromatinausscheidung durch die Kernmembran in den kleinen Zellen zu derselben Zeit einsetzt wie in der großen. Während aber in der Eizelle die Körnchen bald wieder von der Kernoberfläche verschwinden, lassen sie sich in den kleinen Zellen noch auf späteren Stadien nachweisen.

Eine Dotterbildung tritt in den kleinen Zellen nicht ein, obwohl auch hier anfänglich eine mosaikartige Verdichtung des Cytoplasmas stattfindet (Fig. 53—54).

Diese beiden Unterschiede zwischen großen und kleinen Zellen — das Verweilen der chromatischen Körnchen auf der Kernoberfläche und das Unterbleiben einer Dotterbildung — stehen sehr wahrscheinlich miteinander in Zusammenhang, was darauf hindeuten würde, daß die Körnchen für die Dotterbildung von Bedeutung sind,

daß sie aber, um ihre Rolle ausführen zu können, zuerst im Cytoplasma zerstreut werden müssen.

Die Chromosomen der kleinen Zellen kommen in meinen Präparaten nicht mehr zum Vorschein.

Nach der Trennung von der Eizelle zeigen die kleinen Zellen verschiedene Zeichen der Degeneration. Die Kernkörperchen zerfallen, um zuletzt völlig zu verschwinden (Fig. 58, 59 und 24*c*); auch im Cytoplasma kommen Vacuolen zum Vorschein.

Schlußbemerkungen.

Zuletzt möchte ich hier die Rolle der kleinen Zellen bei der Eibildung der Tomopteriden mit einigen Worten besprechen.

Von andern Tierformen ist es schon bekannt, daß während des Wachstums der Eizelle Schwesterzellen als »Nährzellen« verbraucht werden; aus dem obigen geht aber hervor, daß dies bei den Tomopteriden nicht der Fall ist.

Die Eibildung der Tomopteriden kann nicht als eine »nutrimentäre« betrachtet werden, da die Eizelle sich »solitär« entwickelt, ohne etwas von den kleinen Zellen zu absorbieren.

Nur indirekt tragen die kleinen Zellen zum Wachstum der Eizelle dadurch bei, daß sie von den Nährstoffen der Cölomflüssigkeit für ihr eigenes Wachstum nichts verbrauchen. Die von sämtlichen acht Zellen einer Zellgruppe aufgenommene Nahrung kommt also nur einer, der Eizelle, zugute.

Wodurch wird eine der Zellen zur Weiterentwicklung determiniert, während die übrigen Zellen der Zellgruppe in ihrer Entwicklung stehenbleiben?

Eine befriedigende Antwort dieser Frage läßt sich auf Grundlage meiner Präparate nicht geben.

Als eine Nebenursache möchte ich jedoch die gegenseitige Lage der Zellen im Ovarium erwähnen.

In vielen Fällen habe ich nämlich gefunden, daß die große Zelle einer Zellgruppe im Ovarium eine oberflächliche Lage einnimmt; ihre raschere Entwicklung mag in solchen Fällen durch diese günstige Lage bedingt sein, indem sie von der Leibeshöhlenflüssigkeit direkt bespült wird und so einen relativ reicheren Nahrungszugang hat als ihre Schwesterzellen.

Eine Stütze dieser Annahme, daß die Entwicklung zur Eizelle durch eine oberflächliche Lage im Ovarium bedingt sei, sehe ich im Verhältnisse der Zwillingsbildungen (Taf. XXVII). Wie schon oben

erwähnt, werden hier die beiden großen Zellen immer auf einer und derselben Seite der Zellgruppe vorgefunden, und zwar in solcher Lage, daß sie, wenn man die Konvexität des spindelförmigen Ovariums in Betracht zieht, beide eine oberflächliche Lage gehabt haben können.

Wenn so zuerst eine Zelle vor den übrigen einen Vorsprung erreicht hat, dann läßt sich wohl verstehen, daß sie sich auch später rascher entwickeln wird; ihre vergrößerte Oberfläche bedingt ja nämlich eine noch reichlichere Nahrungsaufnahme, und der Unterschied zwischen dieser Zelle und ihren Schwesterzellen wird so immer größer werden.

Für Vejdovskys (1907) Annahme, daß sich die »Nährzellen« zu ebensovielen Eiern entwickeln können, konnte ich in meinen Präparaten keine Stütze finden.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

Carpenter, W. B. 1859. On Tomopteris onisciformis. The Transactions of the Linnean Society of London. Vol. 22.

Carpenter & Claparède. 1860. Further Researches on T. onisciformis. Transact. of Lin. Society. Vol. 23.

Chun. 1888. Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehung zu der Oberflächenfauna. Bibliotheca Zoologica. Heft 1.

Fullarton, J. H. 1895. On the generative Organs and Products of Tomopteris onisciformis, Esch. Zoologische Jahrbücher. Bd. 8.

Greef, R. 1879. Über pelagische Anneliden von der Küste der canarischen Inseln. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 32.

Keferstein. 1861. Einige Bemerkungen über Tomopteris. Arch. f. Anat., Phys. etc.

Korschelt u. Heider. Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte.

Leuckart u. Pagenstecher. 1858. Untersuchungen über niedere Seetiere. Arch. f. Anat., Phys. etc.

Prince. 1888. On the Ova of Tomopteris onisciformis, Esch. Report of the Fifty-seventh Meeting of the British Association for the Advancement of Sciense.

Schreiner, A. u. K. E. 1906. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. Archives de Biologie. T. 22. 1905.

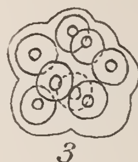
Schwartz, M. 1905. Beiträge zu einer Naturgeschichte der Tomopteriden. Jenaische Zeitschrift für die Naturwissenschaft. Bd. 40.

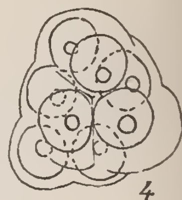
Vejdovsky, Fr. 1878. Beiträge zur Kenntnis der Tomopteriden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 31.

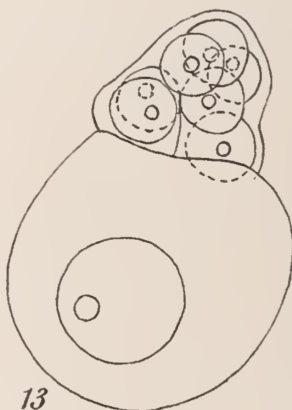
—— 1907. Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Königl. Böhmische Gesellschaft der Wissenschaften in Prag.

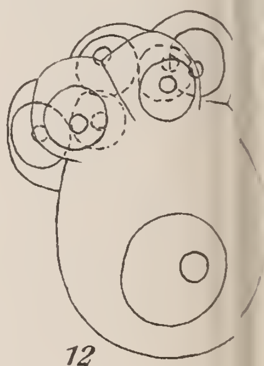

1

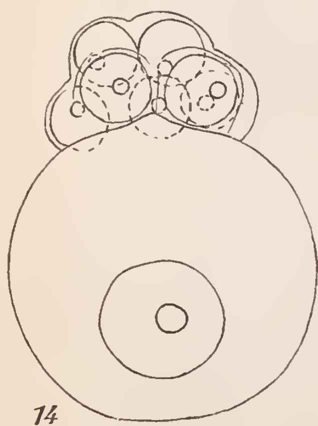

2

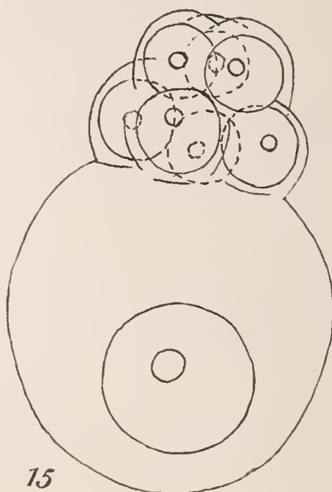

3


4


13


12

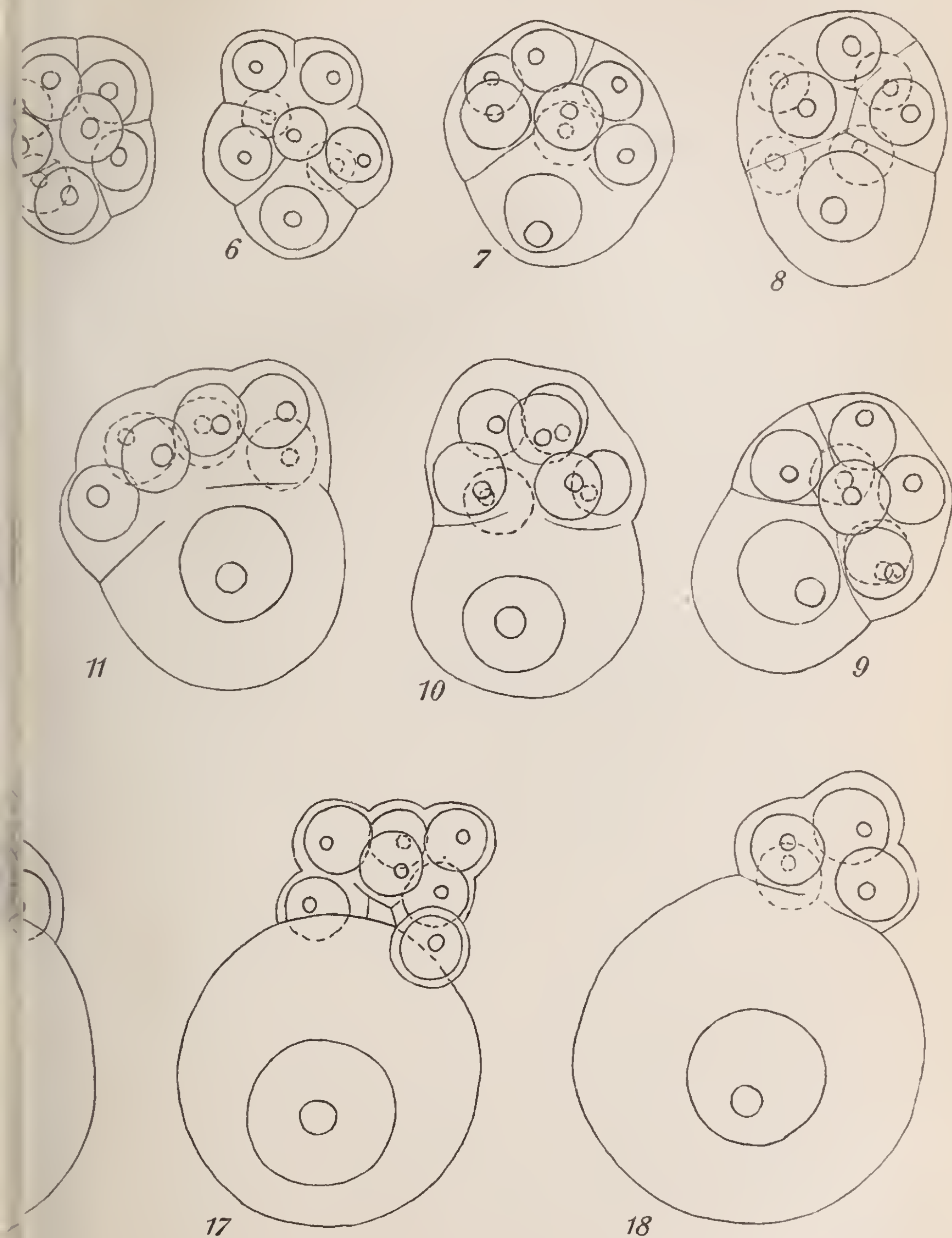

14

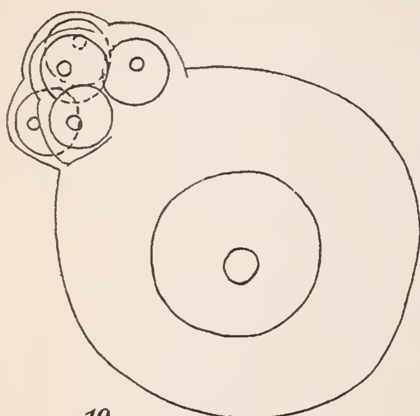

15

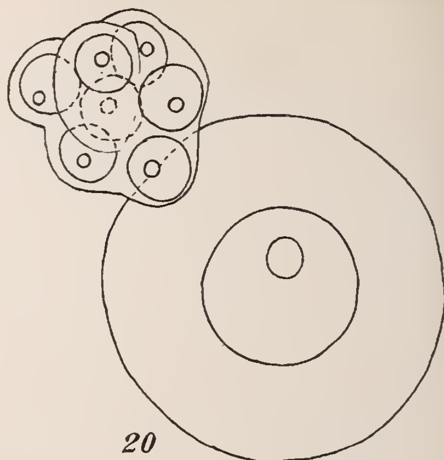

16

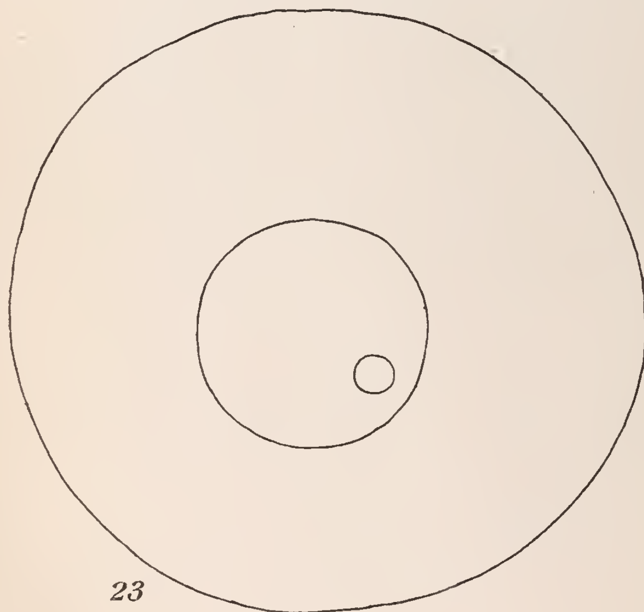
Dons del.

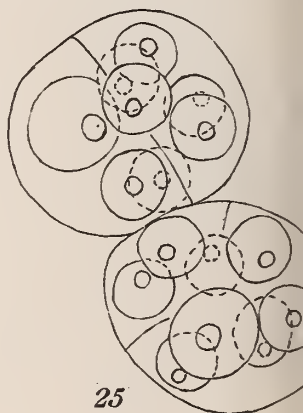
Verlag v. Wilhelr En

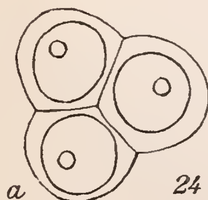

6
7
8
11
10
9
17
18

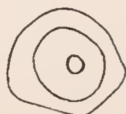


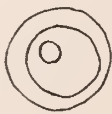


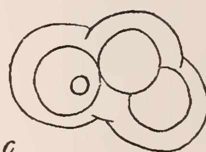


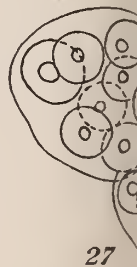






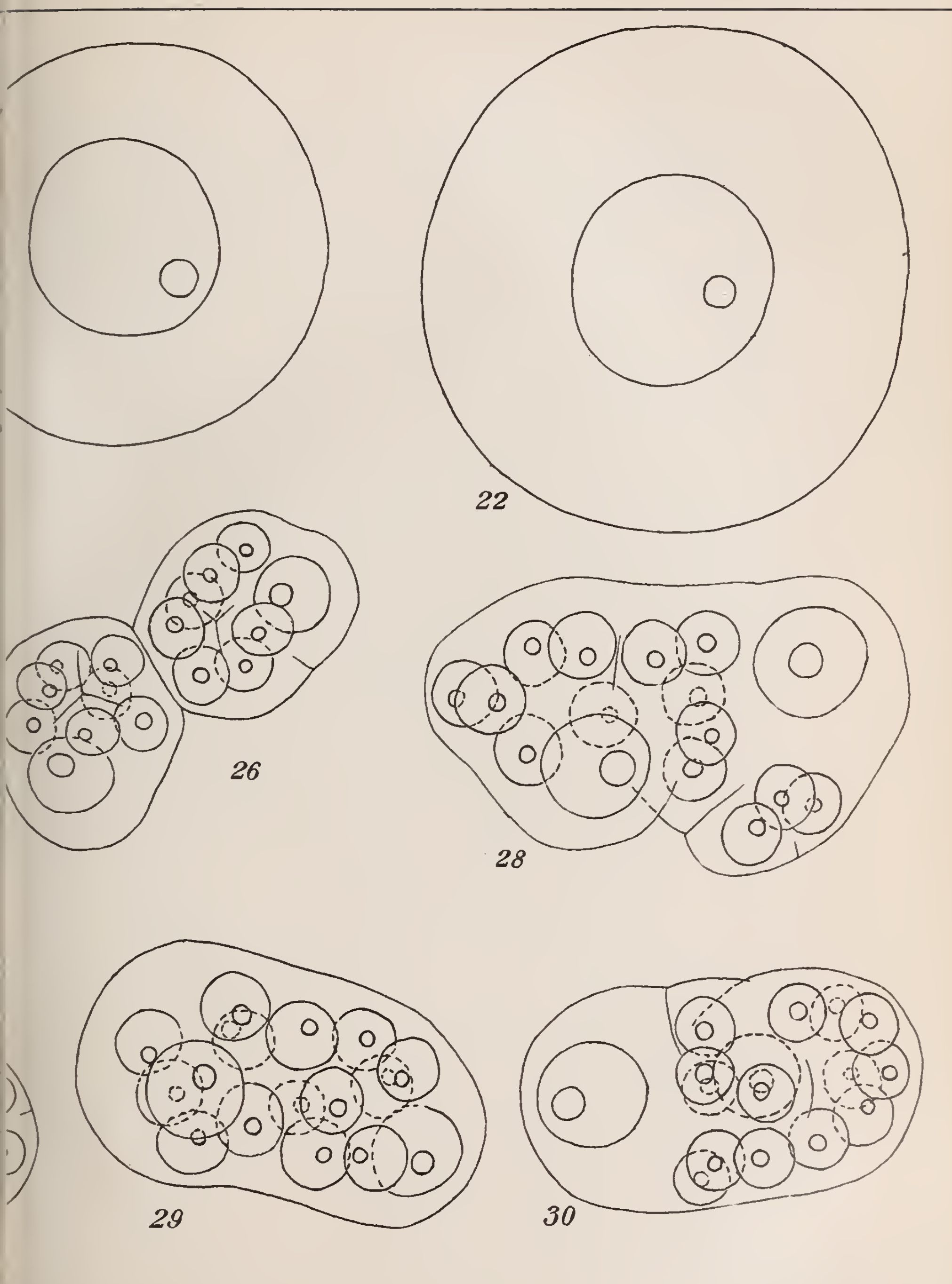




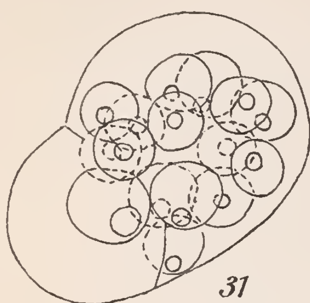


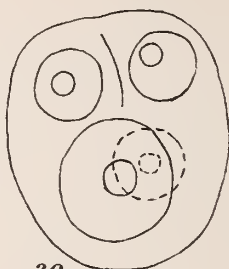
Dons del.

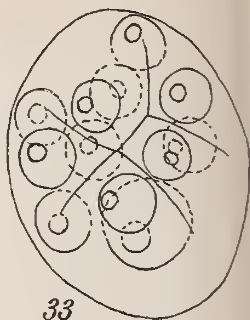
Verlag v. Wilhe

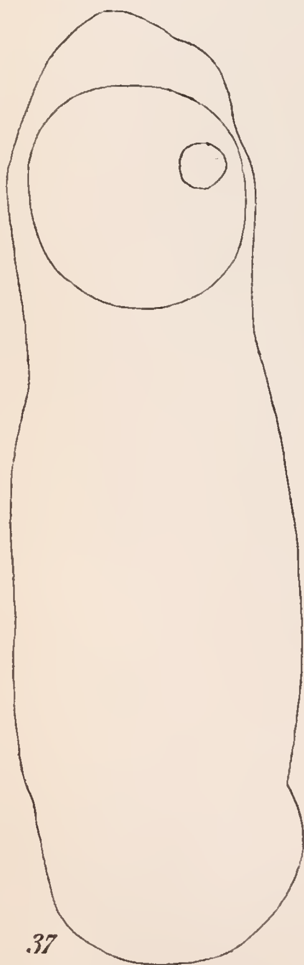


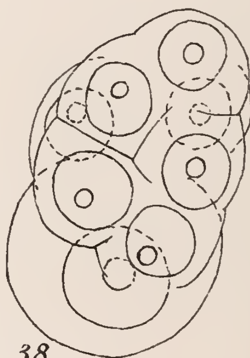
lmann in Leipzig.

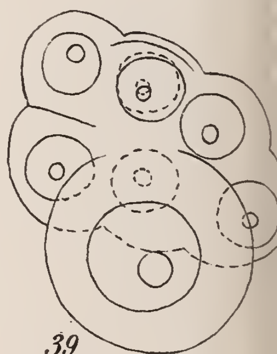

31

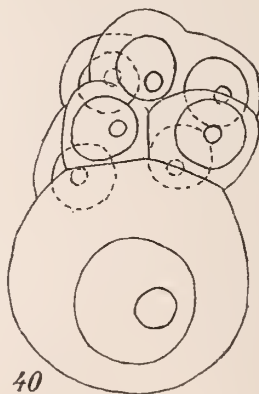

32

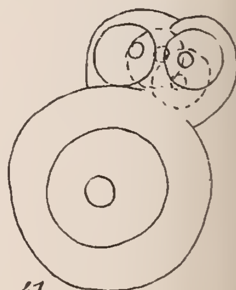

33


37


38

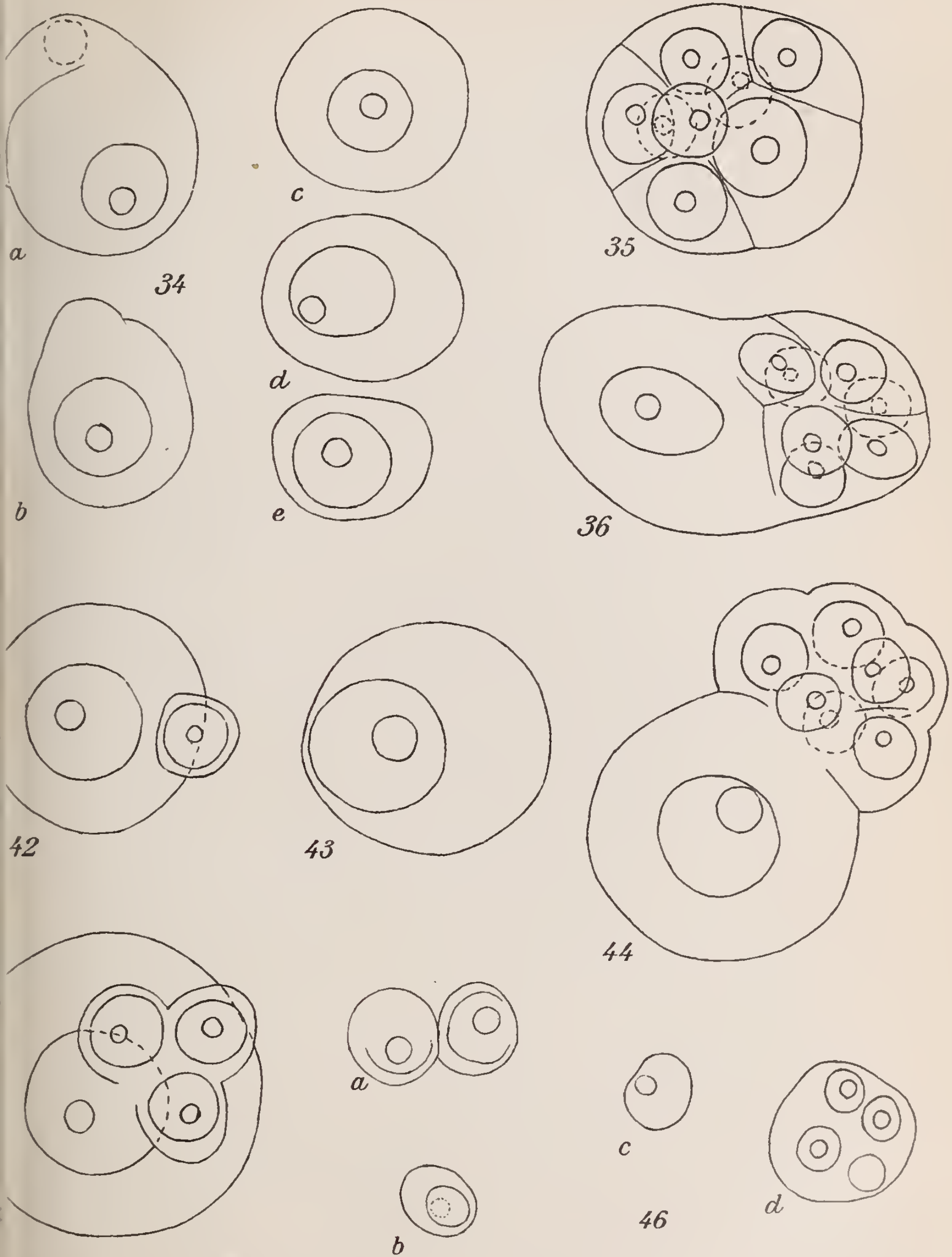

39


40


41

Dons del.

Verlag v. **Wilh**



lmann in Leipzig.

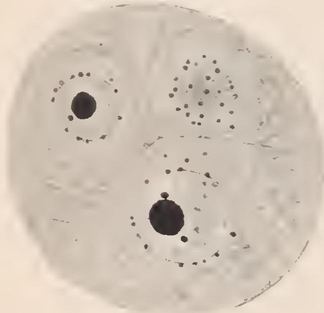


Fig. 53.



Fig. 54.

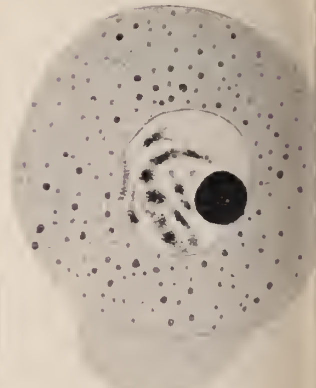


Fig. 55.

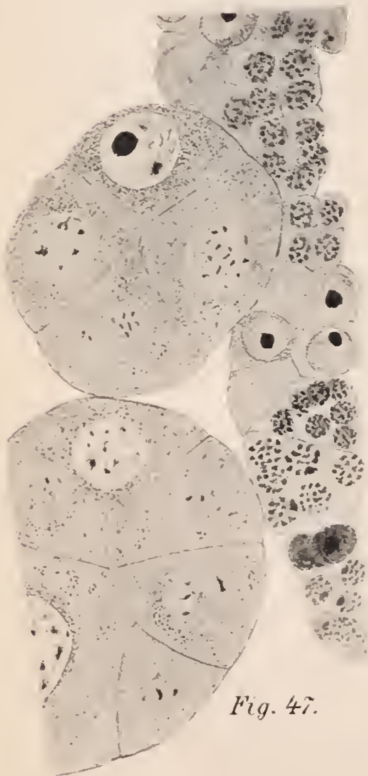


Fig. 47.



Fig. 48.

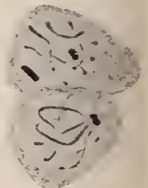


Fig. 50.



Fig. 49.



Fig. 51.

Dons, del.



Fig. 56.

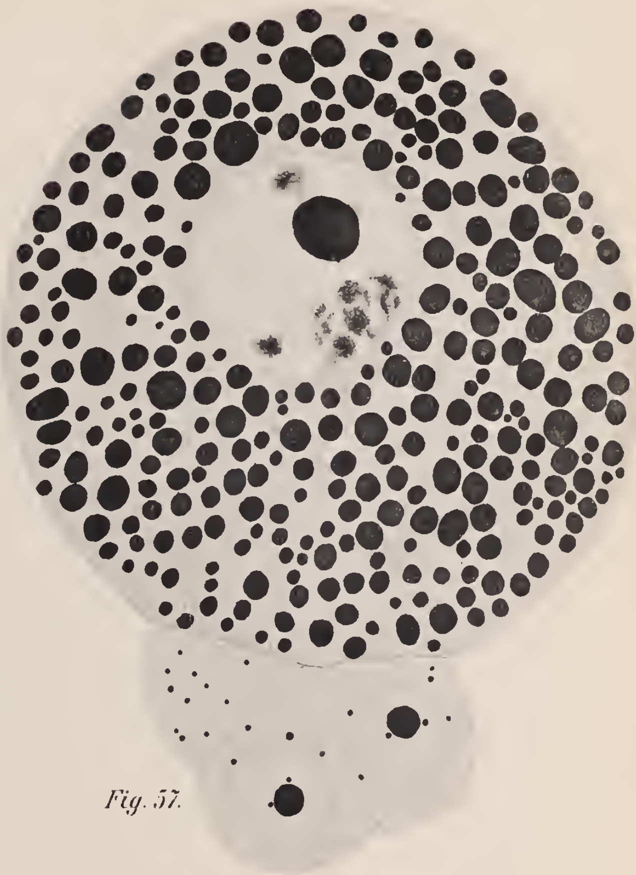


Fig. 57.



Fig. 52.

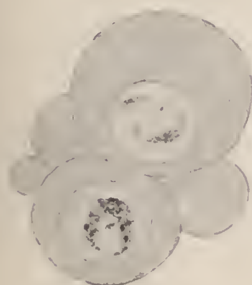


Fig. 58.



Fig. 59.

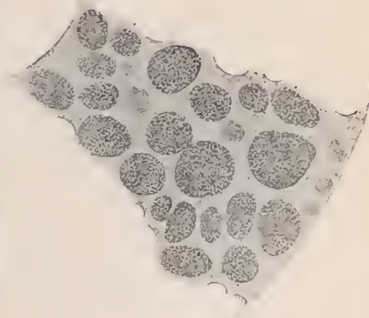


Fig. 60.

...ann Leipzig

Lichtdruck von C.G.Röder, G.m.b.H., Leipzig.

Figurenerklärung.

Taf. XXVI—XXVIII sind nach Totalpräparaten ausgeführt, in ZENKERS Flüssigkeit fixiert und in Borax-Carmin gefärbt. Fig. 1 ist ca. 100mal vergrößert; die übrigen ca. 240.

Tafel XXVI.

Fig. 1. Totalbild des Ovariums.

Fig. 2. Zellgruppe, aus acht Zellen bestehend (aus dem Ovarium).

Fig. 3—6. Drei Entwicklungsstadien von Zellgruppen (meistens noch im Ovarium).

Fig. 7—16. Stadien aus der normalen Entwicklung im Cölom.

Fig. 17—18. Die Auflösung der Zellgruppen.

Tafel XXVII.

Fig. 19—20. Andre Beispiele des Auflösens der Zellgruppen.

Fig. 21—23. Weiteres Wachstum der Eizelle.

Fig. 24*a*—*c*. Degeneration der kleinen Zellen.

Fig. 25—30. Zwillingsbildungen, aus je zwei Zellgruppen entstanden.

Tafel XXVIII.

Fig. 31. Weiter fortgeschrittene Verschmelzung (nur eine Eizelle).

Fig. 32. Zellgruppe von nur vier Zellen.

Fig. 33. Zellgruppe von zwölf Zellen.

Fig. 34*a*—*e*. Abnorme Eizellen.

Fig. 35. Unverhältnismäßig große Zellgruppe.

Fig. 36—37. Mißbildungen durch Druck verursacht.

Fig. 38—46. Abnorm kleine Zellgruppen bei einem einzelnen Individuum. Fig. 38—43. Die gewöhnlichen Größenverhältnisse der Zellgruppen bei diesem Individuum. Fig. 44—45. Ausnahmen. Fig. 46*a*—*d*. Degenerierende, kleine Zellen.

Tafel XXIX.

Alle Zeichnungen sind nach Schnitten ausgeführt, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt worden waren.

Fixierung: Fig. 47—49 ZENKERS Flüssigkeit; Fig. 50 u. 52—60 HERMANNS Flüssigkeit; Fig. 51 TELLYESNICZKYS Flüssigkeit.

Vergrößerung: Fig. 47 u. 52—60 ca. 400 : 1; Fig. 48—51 ca. 1100 : 1.

Fig. 47. Längsschnitt durch die Spitze eines Ovariums.

Fig. 48. Junge Oocyten, noch nicht zu Zellgruppen gruppiert.

Fig. 49—51. Drei Stadien aus der Entwicklung der Oocyten, um die vollständige Ähnlichkeit sämtlicher zu einer Gruppe gehörigen Zellen zu illustrieren.

Fig. 52. Zellgruppe mit konzentrischer Struktur des Cytoplasmas.

Fig. 53. Die Dotterelemente sind angelegt. Chromatische Körnchen sind der Kernoberfläche anliegend.

Fig. 54—56. Die Entwicklung der Dotterkörnern und das Wiederauftreten der Chromosomen im Kern der Eizelle. Fig. 54. Rückbildung der Dotterelemente in den kleinen Zellen.

Fig. 57. Dotterbildung abgeschlossen.

Fig. 58—59. Degeneration der kleinen Zellen.

Fig. 60. Bau der Dotterkörner einer völlig entwickelten Oocyte.

Vergleichende Untersuchung der Eireifung bei parthenogenetisch und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden.

Von

Waldemar Schleip.

(Aus dem Zoologischen Institut in Freiburg i. Br.)

Hierzu Tafel XXX—XXXIII.

Einleitung.

Die Reifung parthenogenetischer Eier ist zwar schon oft untersucht worden, aber nur in verhältnismäßig wenigen Fällen hat man dabei ihre Entwicklung von der letzten Ovogonienteilung an so genau berücksichtigt, wie das in der umfangreichen Literatur über die Reifung der befruchtungsbedürftigen Eier und der männlichen Keimzellen geschehen ist. Vergleichende Untersuchungen über die Chromatinreifung in parthenogenetischen und in befruchtungsbedürftigen Eiern ein und derselben Art sind in noch geringerer Anzahl durchgeführt worden, wenn wir hier wiederum nur jene Arbeiten in Betracht ziehen, die den Reifungsprozeß vollständig behandeln; hier ist eigentlich nur die von Tannreuther (08) zu nennen. Das hat auch seinen guten Grund; denn es gibt nur wenige Tiere, bei welchen parthenogenetische und geschlechtliche Fortpflanzung vorkommt und deren Keimzellen zugleich nicht zu ungünstige Untersuchungsobjekte darstellen. Zu einer solchen vergleichenden Betrachtung kann man aber auch eine solche Tiergruppe wählen, bei welcher sich einige Arten geschlechtlich, andre parthenogenetisch fortpflanzen. In dieser Richtung hat schon vor längerer Zeit Brauer (92 und 94) den ersten Schritt gemacht durch seine Untersuchungen an den Eiern von *Branchipus* und *Artemia*.

Die neueren Kontroversen über die Chromosomenkonjugation ließen es mir nun wünschenswert erscheinen, eine solche Vergleichung

zu wiederholen, da eine solche, wie ich glaubte, eindeutige Resultate geben muß. Denn findet man in befruchtungsbedürftigen Eiern während ihrer Reifung ein Stadium, das man als Anzeichen einer Chromosomenpaarung auffassen kann — sei es ein Querspalt in den Chromosomen, sei es ein paralleler Verlauf zweier dünner Chromatinfäden vor der Entstehung der dicken Fäden —, so ermöglichen die parthenogenetischen Eier eine Kontrolle: fehlt hier dieses Stadium, so kann man es wohl als das der Chromosomenpaarung oder als Anzeichen einer stattgehabten auffassen, im andern Falle natürlich nicht, da eben in den parthenogenetischen Eiern — von gewissen Ausnahmefällen abgesehen — keine Pseudoreduktion und mithin keine Chromosomenkonjugation stattfindet. Es war also der Zweck der beabsichtigten Untersuchung, festzustellen, in welchen Einzelheiten sich die Eireifung bei parthenogenetischer Fortpflanzung von jener bei geschlechtlicher unterscheidet, um womöglich mit Sicherheit bestimmen zu können, wann und in welcher Weise die Pseudoreduktion der Chromosomen in den befruchtungsbedürftigen Eiern sich vollzieht.

Als geeignete Objekte boten sich die Ostracoden dar, bei denen, wie durch die Beobachtungen von Weismann (80) und Müller (80) bekannt ist, neben geschlechtlich sich fortpflanzenden Arten auch solche mit parthenogenetischer Vermehrung vorkommen, wobei in den Eiern nur ein Richtungskörper gebildet wird. Die Reifung der parthenogenetischen Eier hat schon Woltereck (98) beschrieben, und nach seinen Ergebnissen schienen mir die Ostracodeneier nicht zu schwierig zu untersuchen zu sein. Doch zeigte es sich leider alsbald, daß auch sie in manchen Stadien, besonders in den ersten, recht ungünstige Objekte sind und eindeutige Resultate auch nicht ermöglichen. Trotzdem glaube ich, daß meine hier mitgeteilten Resultate zur Klärung der verschiedenen an die Keimzellenbildung sich anknüpfenden Probleme beitragen werden.

Es erhebt sich nun allerdings die Frage, ob die bei dieser vergleichenden Untersuchung sich etwa ergebenden Unterschiede auf Rechnung der Verschiedenheit der Fortpflanzung oder vielleicht nur auf die der Verschiedenheit der miteinander verglichenen Arten zu setzen sind. Darf man von vornherein voraussetzen, daß bei den verschiedenen Ostracodenarten die Chromatinreifung im wesentlichen gleich verläuft und nur in den Punkten verschieden ist, welche durch die Verschiedenheit der Fortpflanzung bzw. der Chromosomenverteilung bei der Richtungskörperbildung bedingt ist? Diese Frage wird ja wohl verschieden beantwortet werden. Manche Autoren neigen

der Ansicht zu, daß die Reifung der Keimzellen selbst innerhalb einer verhältnismäßig eng begrenzten Tiergruppe sehr verschieden verlaufen könne. Das nimmt beispielsweise GOLDSCHMIDT (02, 05 und 08) bezüglich der Trematoden an, und nach TANNREUTHER (07) ist sogar bei ein und derselben Aphidenart der Reifungsmodus in Spermatogenese und Entwicklung der befruchtungsbedürftigen Eier verschieden. Es wird sich aber aus den im folgenden mitgeteilten Beobachtungen ergeben, daß bei den Ostracoden Zweifel über die oben genannte Frage nicht bestehen können.

Material und Methode der Untersuchung.

Zur Untersuchung benutzte ich *Cypris ovum* Jur. = *Cyclocypris laevis* O. F. M.; *Notodromas monacha* O. F. M. = *Cyprois monacha* Z.; *Cypris fuscata* Jur. und *Cypris reptans* Baird. Die beiden erstgenannten Arten pflanzen sich, soweit bekannt, stets geschlechtlich fort; ich habe daher auch stets ♀♀ und ♂♂ zusammen gefunden, und die geschlechtsreifen ♀♀ hatten auch ausnahmslos gefüllte Receptacula seminis. *Cypris reptans* stellte mir Se. Exzellenz Geheimrat WEISMANN aus seinen Kulturen zur Verfügung, in welchen er (04, II S. 193) die dauernde rein parthenogenetische Fortpflanzung durch eine lange Reihe von Jahren hindurch beobachten konnte; ich möchte mir erlauben, ihm für die freundliche Überlassung des wertvollen Materials auch hier meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch *Cypris fuscata* pflanzt sich parthenogenetisch fort. Ich glaubte einmal in einem ♀ Spermatozoen gefunden zu haben; aber diese Beobachtung ist nicht sicher, da ich es versäumte, die Artzugehörigkeit des betreffenden Tieres vorher genau zu kontrollieren; ♂♂ habe ich bei dieser Art niemals beobachtet, auch keine Spermatozoen in den Eiern und nie mehr als einen primären Richtungskörper. — Ich untersuchte die Eireifung nur bei *Notodromas* und *Cypris fuscata* vollständig, bei den andern nur soweit, als es mir zum Vergleich nötig schien. Auch die Spermatogenese habe ich mit berücksichtigt, teile jedoch vorläufig nur die Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatocyten erster Ordnung bis zum Erscheinen der Chromosomen der ersten Reifungsteilung mit. — Wie oben erwähnt, hat schon WOLTERECK (98) die Reifung der parthenogenetischen Ostracodeneier — besonders von *Cypris reptans* und *C. incongruens* R. — beschrieben. Wenn ich auch im großen und ganzen seine Resultate bestätigen kann, bin ich doch in manchen wichtigen Punkten zu

einem andern Ergebnisse gelangt. Deshalb und im Interesse einer vergleichenden Betrachtungsweise muß ich die parthenogenetischen Eier hier ebenfalls behandeln.

Die Tiere wurden fast durchweg mit Sublimat-Eisessiggemisch nach Gilson-Petrunkewitsch fixiert; vom Rathsche Flüssigkeit wurde nur soweit angewandt, daß festgestellt werden konnte, daß damit keine andern Bilder erzielt wurden. Gefärbt habe ich mit Delafieldschem Hämatoxylin und Pikrokarmin oder nach der Heidenhainschen Methode. Die Anwendung der letzteren ist bei den schon dotterhaltigen Eiern mit großen Schwierigkeiten verknüpft, da die Dotterkugeln die schwarze Färbung länger beibehalten als das Chromatin.

Die Hauptstadien der Eireifung.

Die Morphologie der weiblichen Geschlechtsorgane der Cypriden kann ich hier übergehen. Es möge nur daran erinnert werden, daß die beiden Eischläuche mit ihren blinden Enden jederseits in der Schalenduplikatur liegen und als Eileiter in den Körper übertreten, wo sie, in gefülltem Zustande sehr erweitert, rechts und links vom Magen gelagert sind. Ähnlich verhalten sich bei den Cypriden auch die Hodenschläuche, die ebenfalls in der Schalenduplikatur beginnen; es sind jederseits sechs vorhanden, zwei vordere und vier hintere, die sich im Körper jederseits zu einem Samenleiter vereinigen.

Woltereck teilt den weiblichen Keimschlauch ein in 1. Keimzone und 2. Wachstumszone, und in letzterer unterscheidet er wieder a) Synapsiszone, b) Differenzierungszone (in welcher Ei- und Nährzellen sich differenzieren) und c) Wachstumszone im engeren Sinn. Ich werde in den Eiröhren, entsprechend den Hauptstadien der Eireifung, unterscheiden:

1. Keimzone (= Zone der Ovogonien).
2. Zone der Ovocyten 1. Ordnung.
   a) Präsynaptische Zone.
   b) Synapsiszone.
   c) Wachstumszone, in deren Anfang Ei- und Nährzellen sich differenzieren.

Das letzte Stadium der Reifung,

3. Richtungsteilungen,

wird erst im abgelegten Ei durchlaufen, doch beginnt die Ausbildung der (ersten) Richtungsspindel noch im Eileiter oder wird hier sogar vollendet.

Die entsprechenden Zonen kann man unschwer auch in den Hodenschläuchen abgrenzen, doch verläuft der dritte Abschnitt, die Reifungsteilungen der männlichen Keimzellen, natürlich noch innerhalb der Hodenschläuche.

Da alle diese Stadien der Reifungsvorgänge also hintereinander in den Keimschläuchen liegen, soweit sie nicht bei den Eiern nach der Ablage durchlaufen werden, ist die Feststellung der Reihenfolge natürlich leicht und sicher. Allerdings treten, wie auch Woltereck bemerkt, die Veränderungen in bestimmten Zonen schubweise auf. Daher kann man nicht erwarten, in allen Ei- und Hodenröhren alle Übergangsstadien zu finden; so besonders am Anfang der Wachstumszone.

Die Ähnlichkeit der Reifungsvorgänge bei allen untersuchten Arten, sowohl der parthenogenetisch als auch der geschlechtlich sich fortpflanzenden, ermöglicht es, alle Arten zusammen zu besprechen, wodurch auch die Vergleichung in allen Einzelheiten besser durchzuführen ist.

Eigene Beobachtungen.

1. Die Keimzone (Ovogonien und Spermatogonien).

Das blinde Ende der Ei- und Hodenröhren wird eingenommen von dem »Keimpolster«, einem Syncytium mit sehr kleinen Kernen. Eine »Apicalzelle«, die Lérat (05) im *Cyclops*-Ovarium beschreibt, konnte ich ebensowenig finden wie Woltereck. Nur die Kerne am Anfange dieser Zone befinden sich gewöhnlich in einem charakteristischen Ruhezustand, mit einzelnen im Kernraum verteilten Chromatinpartikeln und einem Nucleolus (Fig. 1). In den Kernen weiterhin hat das Chromatin gewöhnlich Fadenform (Fig. 2, von *C. fuscata*; Fig. 91 von *Notodromas* ♂); ähnliches gibt auch Kühn (08) von den Cladoceren an. Vermutlich kommen hier längere Perioden eines typischen Ruhestadiums zwischen den Mitosen nicht vor. Die Zahl der Chromosomen in den Urkeimzellen konnte ich bei keiner Art sicher feststellen. Fig. 54 zeigt eine Äquatorialplatte einer Ovogonie von *Notodromas*. So unklar sie auch ist, es geht doch daraus hervor, daß mehr als acht Chromosomen vorhanden sind und höchtens etwa 13—16; die komplizierten Chromatinfiguren in dieser Äquatorialplatte beruhen darauf, daß zwei oder mehr Chromosomen eng aneinanderliegen. In den Furchungszellen von *Notodromas* beträgt die Chromosomenzahl zweifellos 16. In den Ovogonien von *C. fuscata*, *reptans* und *ovum*

sowie in den Spermatogonien von *Notodromas* ließ sich die Zahl der Chromosomen auch nicht annähernd feststellen. Man muß sich daher mit der Annahme begnügen, daß es die somatische Zahl ist.

2. Die Zone der Ovocyten und Spermatocyten 1. Ordnung.

a) Präsynaptische Stadien.

Zwischen solchen Kernen der Keimzone, die sich im Ruhezustand befinden (Fig. 1 und 2) und den Kernen der Synapsiszone vermitteln Übergangsformen. Es entwickeln sich mithin die Synapsisstadien aus solchen ruhenden Kernen. Da letztere natürlich schon als Ovocyten bzw. Spermatocyten 1. Ordnung zu bezeichnen sind, so folgt, daß die allerjüngsten Stadien dieser Zellgeneration sich nicht von ruhenden Ovogonien oder Spermatogonien unterscheiden. Man kann das auch so ausdrücken: eine ruhende Spermato- oder Ovogonie wird, indem sie allmählich in das Synapsisstadium übergeht, zur Spermato- oder Ovocyte. Ob diese Umwandlung dadurch bedingt wird, daß eine genau normierte Zahl von Teilungen der Urkeimzellen vorhergegangen ist, oder durch irgendwelche außerhalb der Zelle gelegenen Momente, etwa Druck- und infolgedessen Ernährungsverhältnisse im Keimschlauch, läßt sich hier nicht entscheiden. Der Übergang zum Synapsisstadium erfolgt bei *Cypris fuscata* dadurch, daß die in den Kernen der Keimzone regelmäßiger angeordneten Fadenschleifen (Fig. 2) einen mehr unregelmäßigen Verlauf nehmen; sie verlieren die knötchenförmigen Anschwellungen und färben sich dunkler (Fig. 3). Die Schlingen legen sich näher aneinander, wobei sich der so entstehende Knäuel allmählich auf eine Seite des im übrigen nur von wenigen, blassen Fäden durchzogenen Kernraums zurückzieht (Fig. 4). Der Nucleolus bleibt während der ganzen Zeit erhalten und kann an ganz verschiedenen Stellen im Kernraum gelagert sein. Zwei Fragen vermochte ich hier nicht sicher zu beantworten: Erstens ist es sehr schwer, zu entscheiden, ob die Chromatinfäden vor der Synapsis längsgespalten sind oder nicht; wenn ersteres der Fall ist, wie es mir manchmal schien, so liegt es jedenfalls an der Grenze des Beobachtbaren. Zweitens fragt es sich, ob vor der Synapsis ein einheitlicher Chromatinfaden vorhanden ist; ich glaube das mit ziemlich großer Wahrscheinlichkeit ausschließen zu können, denn ich fand (Fig. 2 und 3) in den meisten Kernen freie Fadenenden, die nicht künstlich durch das Mikrotommesser hervorgerufen sein können. Diese Frage wird bekanntlich von den Autoren verschieden beantwortet.

Bei den geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden, *Cypris ovum* und *Notodromas*, sehen die Übergangsstadien zur Synapsis, soweit sich das erkennen läßt, ebenso aus. Nur sind die Zellen hier kleiner und schwieriger zu untersuchen. Fig. 55 und 56 zeigen die präsynaptischen Stadien aus dem Ovarium von *Notodromas*; man sieht auch hier eine allmähliche Konzentrierung des — einheitlichen oder aus getrennten Stücken bestehenden? — Kernfadens auf eine Seite des Kernes. Leider konnte ich auch hier zu keinem Resultat kommen, ob der Faden schon längsgespalten ist. Bemerkenswert ist der Kern, der in Fig. 57 abgebildet ist und eigentlich sich schon im Synapsisstadium befindet. Man sieht hier dünnere Fäden und zwei dickere. Ich habe nur den einen Kern von diesem Aussehen getroffen und kann daher keinerlei Gewicht auf ihn legen.

Ich kann mich dem Eindruck nicht entziehen, daß die Veränderungen an den Keimzellen während dieser Periode tatsächlich weit komplizierter sind, als es nach der vorstehend gegebenen Beschreibung erscheint; aber es ist unmöglich, an diesen kleinen Kernen mehr zu erkennen, insbesondere keine wesentlichen Unterschiede zwischen den befruchtungsbedürftigen und den parthenogenetischen Eiern.

b) Synapsis.

Unter dem Namen Synapsis verstehe ich hier, den Ausführungen Häckers (07) folgend, nur den einseitigen Kontraktionszustand des Kernes vor der Ausbildung der Chromosomen. Es ist das Verdienst Woltereck, gezeigt zu haben, daß ein solches Synapsisstadium auch in parthenogenetischen Eiern vorkommen kann. Ist nun das Synapsisstadium in den befruchteten Ostracodeneiern von dem in den parthenogenetischen irgendwie verschieden?

Bei *Cypris fuscata* (Fig. 4—6) und ebenso bei *Cypris reptans* sind beim Entstehen des Synapsisknäuels mehr und auch dünnere Fadenschlingen vorhanden als bei seiner Auflösung. Allerdings sind dieselben zu Beginn der Synapsis auch dünner, als sie vorher waren (vgl. Fig. 2 mit 4). Der Synapsisknäuel selbst zeigt das oft geschilderte Aussehen (Fig. 5). Wenn in dieser Figur der Knäuel als eine beinahe homogen erscheinende Masse gezeichnet ist, so soll damit nur ausgedrückt sein, daß zwischen den Schlingen gar keine Zwischenräume mehr zu sehen sind. Stets ragen einzelne Fadenenden frei aus dem Knäuel heraus, ein Anzeichen, daß auch jetzt kein einheitlicher Chromatinfaden vorhanden ist. Zuweilen sieht man ganz deutlich, daß solche herausragende Fäden längsgespalten sind

(Fig. 6). WOLTERECK beschreibt, daß der Nucleolus stets dem Synapsisknäuel gegenüberliegt, doch konnte ich keinerlei Regelmäßigkeit in seiner Lage erkennen.

Auch bei *Notodromas monacha* besteht der Knäuel bei seiner Bildung aus mehr und aus dünneren Fadenwindungen als später, wenn er sich auflöst (Fig. 55—58). Der Fig. 57 habe ich schon Erwähnung getan. In den Eiern von *Cypris ovum* sowie in den Spermatocyten von *Notodromas* (Fig. 92 und 93) verhält sich das Synapsisstadium ebenso, wie oben geschildert wurde — soweit wenigstens das an den winzigen Kernen sich untersuchen läßt. Es zeigt sich also, daß ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Synapsisstadium der befruchtungsbedürftigen und dem der parthenogenetischen Eier nicht zu erkennen ist.

Die Ansichten über die Bedeutung der Synapsis gehen noch sehr weit auseinander. MOORE (95), der den Ausdruck prägte, brachte die Synapsis in Beziehung zum Reduktionsvorgang; doch besteht jetzt wenig Neigung mehr, diesen in das Stadium dieser einseitigen Chromatinkontraktion hineinzuverlegen. WOLTERECK faßte die Synapsis als einen rudimentären Kernteilungsprozeß auf, ebenso später PAULCKE (00) bezüglich der Honigbiene; und neuerdings schloß sich HERTWIG (08) dieser Deutung an und verwertete sie im Sinne seiner Theorie der Keimplasmarelation. Das Für und Wider dieser Hypothese hat ausführlich GRÉGOIRE (08) besprochen, so daß ich darauf nicht einzugehen brauche. — Auch die Ansicht GOLDSCHMIDTS (04), daß während der Synapsis eine Trennung des Idiochromatins und Trophochromatins eintritt, hat wenig Beifall gefunden. — Neuerdings wird immer häufiger die Anschauung vertreten, daß das Synapsisstadium ein Kunstprodukt ist, hervorgerufen durch die Wirkung der angewandten Reagentien auf den Kern, wobei allerdings eine gewisse Neigung des Chromatins zur Kontraktion während dieser Zeit bestehen muß (HÄCKER 07, MEVES 07). Diese Ansicht wird dadurch gestützt, daß bei einer ganzen Anzahl von Objekten die eigentliche Synapsis vermißt wurde, so neuerdings unter andern von GRÉGOIRE (08) bei *Lilium* und andern Pflanzen, von KÜHN (08) bei den parthenogenetischen Cladocereneiern, von TANNREUTHER (07), wenigstens nach seinen Bildern zu urteilen, bei den parthenogenetischen Aphideneiern. Andre haben die Synapsis zwar beobachtet, aber nur in weniger gut fixierten Präparaten, so JANSSENS (05) bei *Batrachoseps*, und ich (06, 07) habe mich dieser Ansicht bezüglich der Planarien angeschlossen.

Bei den Ostracoden ist nun in den Ovarien wie in den Hoden die Synapsiszone einer der auffallendsten Abschnitte. In keinem Präparat, bei keiner Fixierung ist die Synapsis zu vermissen. Das machte es mir schon wenig wahrscheinlich, daß bei den Ostracoden die Synapsis ein Kunstprodukt ist. Wie bekannt, haben schon mehrere Autoren das Synapsisstadium in den lebenden Zellen beobachtet, so SARGANT (96) und OVERTON (05) bei Pflanzen, VEJDOVSKY (07) und ÖTTINGER (08) bei Tieren. Auch ich konnte in den frischen Ovarien die Synapsisstadien leicht finden; man braucht bloß einige *Cypris* ♀♀ in einem Tropfen physiologischer Kochsalzlösung unter dem Deckglas zu zerdrücken, dann wird in vielen Fällen das Ovarium aus der Schalenduplikatur herausgerissen und isoliert, und dann kann man bei starker Vergrößerung das Stadium in den Eizellen gut sehen (Fig. 59; diese Figur ist nur bei halb so starker Vergrößerung gezeichnet, da die Anwendung des Oculars 12 nicht angängig war). Man sieht in dem ganz hellen Kernraum eine etwas stärker lichtbrechende Masse, die nicht homogen, sondern deutlich körnig oder aus Strängen zusammengesetzt ist. Daneben ist auch der Nucleolus oft zu erkennen. Die lebenden Kerne sind an Größe von den in den gefärbten Schnittpräparaten kaum verschieden; wohl aber schien mir das Plasma voluminöser zu sein. Ich komme daher zu dem Schlusse, daß das Synapsisstadium bei den Ostracoden kein Kunstprodukt ist. Denn mögen auch die Eizellen unter dem Einfluß der physiologischen Kochsalzlösung schon irgendwie verändert sein, wenn die Synapsis unter allen Bedingungen hier zu sehen ist, so ist sie sicherlich ebenso reell vorhanden wie jedes andre Stadium.

Nach dem Gesagten scheint mir soviel sicher zu sein, daß zuweilen die Synapsis oder einseitige Kontraktion des Chromatins fehlt, in andern Fällen sicher vorhanden ist, während sie in wiederum andern vielleicht nur nach ungünstiger Einwirkung der angewandten Reagentien zum Vorschein kommt. Was ihre Bedeutung anlangt, so kann sie daher weder eine notwendige Vorbedingung für das Eintreten einer Reduktionsteilung darstellen, noch verursacht sie, wenn sie vorhanden ist, stets eine solche; und ferner kann auch das Wachstum der Keimzellen seinen normalen Verlauf nehmen, wenn eine typische Synapsis fehlt.

c) Wachstumsperiode.

Die einzelnen Erscheinungen, welche während der Wachstumsperiode am Chromatin, am Nucleolus und am Plasma zu beobachten

sind, sowie die Differenzierung der Ei- und Nährzellen mögen der Übersichtlichkeit halber getrennt besprochen werden.

Das Chromatin während der Wachstumsperiode.

In der ersten Zeit dieser Periode (Fig. 7—12; 60—65; 93—94) nimmt wesentlich nur der Kern an Volumen zu, wogegen die Vergrößerung des Zelleibes nur wenig auffallend ist; und eben zu dieser Zeit verhalten sich die Keimzellen aller untersuchten Arten im Gegensatz zu später noch sehr übereinstimmend. WOLTERECK nimmt an, daß zugleich mit der Auflockerung des Synapsisknäuels der vorher einheitliche Kernfaden sich segmentiert. Wie erwähnt, lassen aber einzelne freie Fadenendigungen, die aus dem Knäuel hervorsehen, die Annahme eines einheitlichen Kernfadens nicht zu; auch zu früherer Zeit war ein solcher nicht wahrscheinlich. Nach der Auflockerung des Synapsisknäuels verteilen sich die Fäden in dem zugleich sich vergrößernden Kernraum. Oft zeigen sie dann insofern eine etwas regelmäßigere Lagerung, als die Mehrzahl von ihnen nach einem bestimmten Punkt der Kernoberfläche konvergiert, wo der Nucleolus liegt (Fig. 63). Ein deutlich ausgeprägtes »Bukettstadium« habe ich nicht konstant beobachtet (Fig. 61). In andern Fällen liegen die Fäden, was besonders später hervortritt, jetzt schon an der Kernoberfläche und verlaufen hier meridianartig, so daß sie, von einem Pol gesehen, radspeichenförmig auszustrahlen scheinen (Fig. 7). Sehr oft liegen sie auch ganz unregelmäßig im Kernraum, was natürlich zum Teil von der Richtung abhängt, in welcher der betreffende Kern gerade gesehen wird. Die Fäden sind relativ dick, zeigen knötchenförmige Anschwellungen, und in vielen Fällen kann man deutlich erkennen, daß sie längsgespalten sind, so in den Ovocyten von *C. fuscata* (Fig. 7 u. 8) und in den Spermatocyten von *Notodromas* (Fig. 94); in den Ovocyten der letzteren Art gelang mir der Nachweis der Längsspaltung erst auf einem etwas späteren Stadium (Fig. 66). Was nun die Zahl der Chromatinfäden anlangt, so kann man diese in den parthenogenetischen Eiern (*C. fuscata*) erst später, namentlich in den Nährzellen feststellen; denn jetzt sind sie bei ihrer verhältnismäßig großen Zahl noch zu lang. Es möge aber gleich hier bemerkt werden, daß in den Nährzellen von *C. fuscata* ebenso wie in den Richtungsspindeln dann 24 Doppelfäden zu zählen sind, das ist die nicht reduzierte Zahl, wie das ja schon von WOLTERECK bei *Cypris reptans* konstatiert war. Dagegen kann man in den Keimzellen von *Notodromas* (die Verhältnisse in den von *Cypris ovum* sind zu ungünstig)

schon nach der Auflockerung des Synapsisknäuels stets annähernd acht Fäden abzählen (Fig. 64 und 94). Und da, wie oben erwähnt, die somatische Chromosomenzahl bei dieser Art 16 beträgt, so hat mithin in den befruchtungsbedürftigen Eiern zwischen der letzten Spermatogonien- bzw. Ovogonienteilung und dem Erscheinen der Chromosomen zu Beginn der Wachstumsperiode eine Zahlenreduktion stattgefunden. Ausdrücklich möchte ich nun bemerken, daß ich nichts gefunden habe, was ich als den Vorgang einer paarweisen Verklebung von Einzelfäden — sei es endweise, sei es parallel — deuten könnte. Niemals habe ich ferner jene Querteilungen an den Chromatinfäden gesehen, die nach Goldschmidt (08), Wassilieff (07) und Popoff (07) bei ihren Objekten so deutlich festgestellt werden konnten; wären sie hier vorhanden, so hätte ich sie schwerlich übersehen.

Es zeigt sich also, daß während der ersten Zeit der Wachstumsperiode die Keimzellen aller Arten in ihrem Aussehen im wesentlichen übereinstimmen. Trotzdem bei der einen Art eine Zahlenreduktion der Chromosomen schon stattgefunden hat, bei der andern nicht, besteht zwischen den Chromatinfäden der beiden Arten kein irgendwie auffallender Unterschied.

Im zweiten Teil der Wachstumsperiode nimmt nicht nur der Kern, sondern auch das Plasma stark an Volumen zu, und während dieser Zeit verhält sich nun das Chromatin bei den untersuchten Arten sehr verschieden, so daß ich die einzelnen Arten getrennt besprechen muß.

In den Eiern von *Notodromas monacha* beginnt die zweite Wachstumsperiode mit dem Auftreten oder wenigstens mit dem Sichtbarwerden einer Längsspaltung in den Chromosomen. In Fig. 66 ist diese bei einzelnen gerade eingetreten, während andre schon in zwei weiter voneinander entfernt liegende Längshälften gespalten sind. Es resultieren also schließlich Doppelfäden, die mehr oder weniger parallel nebeneinander verlaufen oder auch umeinander herumgewickelt sind (Fig. 67). Dabei nehmen die Fäden an Länge zu und gleichzeitig an Färbbarkeit ab. Es ist nun nicht mehr möglich, die Chromosomen zu zählen. Auf diesen Stadien sind die Eier von *Notodromas* nicht unähnlich denen der Cladoceren, wo Kühn (08) ebenfalls solche Doppelfäden beschrieben hat. Die oben geschilderte meridianartige Anordnung geht in eine mehr unregelmäßige über; und dann stellen sich, wie Woltereck ebenfalls hervorhebt und auch Kühn (08) bei den Cladoceren fand, die Chromatinfäden radspeichen-

artig ein, indem sie vom central gelegenen Nucleolus radiär zur Kernperipherie verlaufen (Fig. 67 und 68). Sie ziehen aber auch quer über den Nucleolus hinweg und streckenweise an der Kernoberfläche hin, wie man sich bei geeigneter Einstellung überzeugen kann. Die Chromosomen färben sich auf diesen Stadien bei Behandlung mit Hämatoxylin-Pikrokarmin blaßrötlich. Außerdem treten nun zwischen den Fäden noch ebenso leicht rötlich gefärbte Schollen und krümelige Massen auf, von denen es sich nicht entscheiden läßt, ob sie vom Chromatin stammen oder ob sie neu aufgetreten sind (Fig. 68). In den Kernen, die noch weiter herangewachsen sind, wird das Bild jetzt immer unklarer. Man findet schließlich im Kernraum verhältnismäßig dicke, unregelmäßige, ganz schwach färbbare Stränge, von denen einzelne noch radspeichenartig verlaufen (Fig. 69). Weder lassen sich jetzt noch Fadenpaare erkennen, noch ist in den Strängen eine Längsspaltung angedeutet. Zwischen den Strängen liegen einzelne Schollen, die allerdings wohl zum Teil Querschnitte von ersteren sind. In welchen Beziehungen diese Stränge zu den früher vorhanden gewesenen Doppelfäden stehen, läßt sich nicht bestimmen. Auf diesem Stadium, das als ein Ruhestadium aufgefaßt werden muß, hat man also die Chromosomen aus den Augen verloren. Während des weiteren Wachstums von Kern und Zelle bleibt dieser Zustand bestehen, nur tritt allmählich in dem vorher hellen oder nur von ganz vereinzelten blassen Fäden durchzogenen Kernraum eine schwach färbbare Grundsubstanz von fädigem Bau auf. Früher oder später verliert der Kern seine kugelrunde Gestalt und sendet, bei noch erhaltener Kernmembran, zackige Fortsätze aus (Fig. 69 und 70). Es ist allerdings möglich, daß dies auf einer Schrumpfung beruht, nur muß man dann annehmen, daß die Kerne in älteren Wachstumsstadien zur Schrumpfung geneigt sind, in jüngeren aber nicht, da sie hier stets kugelrund sind. Übrigens ist im Plasma kein Anzeichen einer Schrumpfung zu sehen, insbesondere auch kein Spalt zwischen Kernmembran und dem Zellplasma. Wesentliche Veränderungen des Chromatins treten erst dann wieder ein, wenn am Ende der Wachstumsperiode die Chromosomen der ersten Richtungsspindel sich aus dem Kern herausdifferenzieren. Es erscheinen dann in dem Gewirr der Fäden der Grundsubstanz einige dicke, aber noch ganz blaß färbbare Stränge (Fig. 70). Möglicherweise entstehen sie durch Verkürzung der früher vorhandenen Chromatinstränge, doch läßt sich darüber nichts Bestimmtes aussagen. Sie heben sich allmählich durch zunehmende Färbbarkeit hervor, gleichzeitig werden sie auch dünner (Fig. 72).

Ihre Zahl ist nicht groß, doch läßt sie sich jetzt noch nicht genau angeben, weil die Stränge infolge ihrer Windungen stets ein oder mehrere Male durchschnitten sind. Sie besitzen eine zackige Begrenzung; eine Längsspaltung ist nicht nachweisbar. Im weiteren Verlauf werden sie zu immer dünneren und kürzeren Fädchen, deren Färbbarkeit im gleichen Maße zunimmt (Fig. 73 und 74); ihre weitere Umbildung zu den acht Chromosomen der ersten Richtungsspindel wird später besprochen werden. Der Kern im ganzen genommen hat unterdessen sich noch bedeutend vergrößert (vgl. Fig. 66 mit 72). Meistens hat er hier eine noch annähernd kugelige Gestalt. Später nimmt er an Größe rasch ab und erhält dann stets eine unregelmäßige Begrenzung (Fig. 74), die er, wie erwähnt, auch schon früher zeigen kann. Die Kernmembran ist noch erhalten. Mit dem Deutlicherwerden der Chromosomen wird die Grundsubstanz immer dichter.

Die Spermatocyten von *Notodromas monacha* verhalten sich im wesentlichen ebenso wie die Ovocyten, nur erreichen sie natürlich nicht die Größe der ersteren. Auch hier wird die Längsspaltung der Chromosomen, welche schon früher angedeutet war (Fig. 94), durchgeführt; auch hier ordnen sich die Fäden radspeichenartig an (Fig. 96), und schließlich verliert man auch hier die Chromatinfäden vollständig aus den Augen. Fig. 97 zeigt dann eine Spermatocyte, in welcher im Kernraum schon wieder deutliche Fäden aufgetreten sind. Auf welche Weise sie entstehen, ist ebenfalls nicht zu erkennen. Hervorzuheben ist, daß mindestens ein Teil von ihnen Doppelfäden darstellen. Auf die weitere Entwicklung der Spermatocyten gehe ich nicht ein. Es soll nur gezeigt werden, daß in ihnen wie in den Ovocyten die Chromosomen während der Wachstumsperiode anscheinend zerfallen und erst am Ende dieser Periode dann wieder neu aus dem Kern entstehen.

Die Eier von *Cypris ovum* sind auf früheren Stadien ihrer Kleinheit wegen sehr ungünstige Objekte. Ich will daher nur erwähnen, daß sie den von *Notodromas monacha* insofern gleichen, als ihre Chromosomen während der Wachstumsperiode ebenfalls nicht mehr zu erkennen sind. Aber dicht an der Kernperipherie liegen noch blaßgefärbte Fädchen, wie ein Querschnitt durch einen solchen Kern zeigt (Fig. 98). Diese lassen sich vielleicht auf die früher vorhanden gewesenen Chromosomen zurückführen. Später bekommt auch hier der Kern eine zackige Gestalt (Fig. 99), und die Kernmembran löst sich auf. Im Innern des Kernes sieht man jetzt etwa sechs stark färbbare Fäden von verschiedener Länge und mit unregelmäßigen

knötchenförmigen Verdickungen; eine Längsspaltung ist nicht nachweisbar. Dieselben kann man dann verfolgen, wie sie sich schrittweise in die Chromosomen der ersten Richtungsspindel umwandeln.

Von den Eiern von *Cypris reptans* (und *incongruens*) gibt Woltereck an, daß während ihres Wachtums die Chromatinfäden dem Auge entschwinden; das Chromatin sei dann in Form kleinster Körnchen im Kern und besonders an der Kernmembran verteilt, und erst viel später treten wieder distinkte Chromosomen auf. Nach Woltereck verhält sich also *Cypris reptans* so wie nach meinen Befunden *Notodromas*, mit dem Unterschied, daß bei ersterer Art die Chromosomen zu kleinsten Körnchen zerfallen, bei letzterer aber als blasse Stränge in der Grundsubstanz verschwinden. Nun zeigen aber meine Präparate, daß gerade bei *Cypris reptans* von einem Zerfall der Chromosomen nicht die Rede sein kann. Die Chromosomen erfahren auch hier eine Längsspaltung (vgl. Fig. 44 und 45) und kommen dabei an die Kernoberfläche zu liegen. In einer gewissen Phase, während welcher Ei- und Nährzellen sich differenzieren, sind die Chromosomen ziemlich kurz und sehr deutlich längsgespalten. Zuweilen bilden sich die Doppelstäbchen durch entgegengesetzte Krümmung ihrer Längshälften zu den bekannten Ringen um (Fig. 46); doch möchte ich Zellen mit solchen Chromatinfiguren schon als Nährzellen bezeichnen (s. u.). Regelmäßig wird nun die Längsspaltung wiederum undeutlich und kann vollständig verschwinden, und die Chromosomen sind dann ungeteilte, zackig begrenzte Stränge von körniger Struktur. Fig. 47 bis 49 stellen einen solchen Kern dar, der in drei Schnitte fällt. Man kann hier deutlich erkennen, daß die Chromosomen nur an seiner Oberfläche liegen. Während der ganzen Wachstumsperiode bleiben sie an dieser Stelle nachweisbar. Sie zeigen etwas später, aber nur bei ganz gut gelungener Färbung, einen eigentümlichen Bau (Fig. 50): In den beschriebenen Strängen liegen nämlich zwei parallel nebeneinander verlaufende, sehr dunkel färbbare, dünne Fädchen mit knotenförmigen Verdickungen; diese Fädchen liegen also gleichsam in einer Hülle einer mehr lockeren Substanz. Nicht in allen Strängen konnte ich dieses Fadenpaar nachweisen, an manchen Stellen schien es auch unterbrochen zu sein. Offenbar hängt die Sichtbarkeit von einem besonders günstigen Färbungsgrad ab. Es zeigt sich also, daß die Chromatinstränge nach ihrem inneren Bau längsgespalten sein müssen. Was die Hülle bedeutet, ist nicht klar. Möglicherweise hat sich allmählich ein Niederschlag aus dem Kernsaft auf die Chromatinfäden gebildet; oder man kann auch der Ansicht sein, daß die Außenschicht

der längsgespaltenen Chromosomen sich zu dieser Hülle auflockert und nur noch zwei Fädchen in ihnen von festerer Struktur geblieben sind, gleichsam ihre Achse bildend. Für Bestandteile des Liningerüstes kann man diese Fädchen wegen ihrer starken Färbbarkeit nicht gut halten. Einen Niederschlag von Tröpfchen auf die Chromatinfäden beschreibt Kühn (08) von den Cladoceren, er leitet jene Tröpfchen von dem Nucleolus ab. Doch kann es sich bei den Cladoceren nicht um dasselbe handeln wie bei den Ostracoden. Denn bei ersteren erfüllen jene von dem zerfallenden Nucleolus stammenden Tröpfchen schließlich den ganzen Kernraum, während bei den Ostracoden stets deutlich gesonderte Stränge erhalten bleiben; außerdem besteht hier die Hülle weder aus so deutlichen Tröpfchen, noch läßt sie sich von dem Nucleolus ableiten. Wenn man den Querschnitt durch einen etwas älteren Kern betrachtet (Fig. 51, bei halb so starker Vergrößerung gezeichnet), dann möchte man allerdings auf den ersten Blick annehmen, daß hier die Chromosomen zu unregelmäßig der Kernwand anliegenden Brocken zerfallen sind. Stellt man das Objektiv aber auf die Oberfläche eines solchen Kerns ein (Fig. 52; diese Figur ist nach demselben Kern gezeichnet wie Fig. 51), so sieht man ohne weiteres diese Stränge und in einzelnen auch das Fädchenpaar. So verhält es sich während der ganzen weiteren Wachstumsperiode. Gegen Ende derselben verlagern sich die Stränge dann in das Innere des Kerns, wo sie wiederum den eben geschilderten Bau aufweisen (Fig. 53; bei schwächerer Vergrößerung gezeichnet.) Nicht in allen diesen Strängen sind zwei Fädchen zu sehen, sondern manchmal nur eines, offenbar wenn das eine das andre verdeckt. Aus diesen Doppelfäden gehen dann, wie Woltereck gezeigt hat, die Chromosomen der Richtungsspindel hervor. — Es kann mithin keinem Zweifel unterliegen, daß bei *Cypris reptans* die Chromosomen während der Wachstumsperiode erhalten bleiben. Gegenüber *Notodromas* weist *Cypris reptans* ferner auch den Unterschied auf, daß die Längsspaltung nicht soweit durchgeführt wird, daß die Längshälften weiter voneinanderweichen oder sich umeinanderwickeln.

Die Eier von *Cypris fuscata* verhalten sich hinsichtlich ihres Chromatins wiederum ganz anders. Auch hier geht zunächst die mehr regelmäßige Anordnung der Chromosomen verloren, und sie liegen wirr durcheinander im Kernraum. Es ist sehr auffallend, daß ihre Längsspaltung bald mehr oder weniger deutlich zu erkennen ist (Fig. 8 und 12), bald vollkommen zu fehlen scheint (Fig. 10 und 11). Es ist zu vermuten, daß die Teilung der Chromosomen in zwei Längs-

hälften zwar dauernd besteht, daß aber der Grad deren Entfernung voneinander ein einigermaßen zufälliger ist; die Trennung geht aber hier wie auch bei *Cypris reptans* nie soweit wie bei *Notodromas*. Die Chromosomen verlagern sich dann zunächst an die Kernperipherie, ebenfalls so wie bei *Cypris reptans*. Das dauert etwa bis zum Stadium der Fig. 13 und 14; die Chromosomen sind in diesen Figuren in das Kerninnere hineinprojiziert. Später, vom Stadium der Fig. 15 an, kommen sie dann aber wirklich in den Kernraum hineinzuliegen, also viel früher, als das bei *C. reptans* geschieht. Ihre Zahl ist stets beträchtlich, entsprechend der Zahl von 24 Chromosomen, doch konnte sie auf diesen Stadien nicht bestimmt werden, und in den Figuren sind auch jedesmal nur die Fäden oder Fadenabschnitte eingezeichnet, die in dem betreffenden Schnitt gerade zu sehen waren. Die Chromatinstränge haben eine zackige Oberfläche, und von den Zacken gehen die blassen Fäden der Grundsubstanz aus, die in dem Kern während seines Wachstums allmählich auftritt (Fig. 16 und 17). Gegen das Ende der Wachstumsperiode werden auch hier die Chromatinfäden schmächtiger und kürzer, wobei vermutlich die Verkürzung nicht bei allen gleichzeitig eintritt; wenigstens sieht man auf diesen Stadien neben ganz kurzen Chromosomen noch vereinzelte längere (Fig. 21). Während in der Hauptwachstumsperiode die Längsspaltung meistens ganz verschwunden oder nur andeutungsweise sichtbar war (Fig. 19), tritt sie jetzt wieder sehr hervor. Diese Doppelfädchen wandeln sich alsdann, wie wir später sehen werden, in die Chromosomen der Reifungsteilung um. Es kann also nicht bezweifelt werden, daß auch bei *Cypris fuscata* die Chromosomen, die am Beginn der Wachstumsperiode auftreten, während dieser ganzen Periode als Individuen erhalten bleiben.

Die vergleichende Betrachtung der Keimzellen verschiedener Ostracodenarten hat also gezeigt, daß sich ihr Chromatin in der Wachstumsperiode bei den einzelnen Arten verschieden verhält. In den heranwachsenden Spermatocyten und Ovocyten von *Notodromas* kann man die Chromosomen nicht im Auge behalten, sie scheinen in gewissen Stadien ihre Individualität zu verlieren, indem sich ein Ruhekern ausbildet, dessen Chromatin in Form von Strängen und Schollen unregelmäßig angeordnet ist; später scheinen sich die Chromosomen daraus neu herauszubilden. Die Längsteilung derselben wird in den jungen Keimzellen von *Notodromas* wirklich durchgeführt, da die Längshälften beträchtlich auseinanderweichen. In den Ovocyten von *Cypris ovum* scheinen die Chromosomen zwar nicht so

in Schollen und Stränge zu zerfallen wie bei *Notodromas*, doch ist es auch hier nicht möglich, die Chromosomen während der ganzen Wachstumsperiode mit einiger Sicherheit zu verfolgen. Bei *Cypris reptans* und *fuscata* dagegen weichen erstens die Längshälften der Chromatinfäden niemals so vollkommen auseinander, und zweitens kann man in jeder Phase der Wachstumsperiode die aus ihnen hervorgegangenen Chromatinstränge erkennen, bis sie sich wieder in die Chromosomen der Richtungsspindel umwandeln. Bei *Notodromas* und vielleicht auch bei *Cypris ovum* können wir also von einem typischen Ruhestadium sprechen, bei *Cypris fuscata* und *reptans* aber nicht, weil hier die Chromosomen eben sichtbar erhalten bleiben.

Der Nucleolus während der Wachstumsperiode.

Über den Nucleolus in den Ovocyten von *Cypris reptans* hat schon Woltereck eingehende Angaben gemacht. Ich beschränke mich daher auf die Beschreibung seines Verhaltens bei *Notodromas* und *Cypris fuscata*.

Bei *Notodromas* ist kurz nach der Synapsis gewöhnlich nur ein Nucleolus vorhanden (Fig. 59 und 60). Wenn mehrere da sind, etwa bis vier (vgl. *Cypris fuscata*, Fig. 8), so scheinen alle bis auf einen zugrunde zu gehen, da später während der Wachstumsperiode nie mehr als einer gefunden wird. Dieser nimmt mit dem ganzen Kern an Größe zu, hat eine unregelmäßig kugelige Gestalt, und in seinem Innern treten allmählich hellere Vacuolen auf, die schließlich so zahlreich werden, daß sie dicht nebeneinanderliegend den ganzen Kernkörper erfüllen (Fig. 67 bis 70, 72). Bei zu starker Färbung sind aber die Vacuolen oft nicht zu sehen. — Statt der zahlreichen Vacuolen habe ich einige Male im Nucleolus auch eine einzige, sehr große Vacuole gefunden und darin einige Körnchen einer stark färbbaren Substanz; Fig. 71 zeigt einen solchen Nucleolus isoliert. — Während nun die Chromosomen auftreten und der Kern allmählich wieder kleiner wird, löst sich der Nucleolus auf. Zuerst bemerkt man neben dem großen Nucleolus zahlreiche kleine, die wie kleine Tröpfchen aussehen und häufig eine Vacuole enthalten (Fig. 73). Später hat sich der Hauptnucleolus verkleinert, und dafür sind mehr Nebennucleoli vorhanden (Fig. 74). Und schließlich sind entweder nur noch letztere zu sehen oder daneben noch ein Rest des großen. Die kleinen Nucleolen verschwinden aber sehr rasch, namentlich nach der Auflösung der Kernmembran, so daß zu dieser Zeit nur noch wenige da sind (Fig. 75). Doch können ein oder zwei Reste

des Kernkörpers, und zwar namentlich etwas größere, noch sehr lange nachweisbar sein. Bei den Planarien konnte ich (06) zeigen, daß kleine tröpfchenartige Nucleolen von dem Kernkörper sich abschnüren. Hier ist das nicht zu sehen, und ich kann daher nicht angeben, wie hier die kleinen Nucleolen entstehen. Doch glaube ich aus der Tatsache, daß mit dem Kleinerwerden des Hauptnucleolus immer zahlreichere Nebennucleoli entstehen, folgern zu dürfen, daß letztere aus dem erstgenannten hervorgehen. Mit der Auflösung des Kernkörpers wird die Grundsubstanz des Kerns dichter und stärker färbbar. Möglicherweise trägt hierzu die Substanz der verschwindenden Nebennucleoli bei.

Der Nucleolus der Eier von *Cypris fuscata* verhält sich im Prinzip ebenso. Nur ist für diese Art charakteristisch, daß er auf der Höhe der Wachstumsperiode nicht gleich in kleinste Tröpfchen zerfällt; sondern zuerst zerschnürt er sich in unregelmäßig geformte, lappige Gebilde, die ebenfalls vacuolisiert sind (Fig. 17—19); ebenso verhält sich auch *Cypris ovum* (Fig. 99). Die Lappen hängen oft längere Zeit noch miteinander zusammen, was auf den Figuren zum Teil nicht zum Ausdruck kommt, weil sie eben nur nach einem Schnitt gezeichnet sind. Ähnliche Gebilde beschreibt auch Lérat (05) vom Copepodenei. Durch weiteren Zerfall resultieren schließlich kleinste Tröpfchen, welche dann rasch verschwinden (Fig. 22). In Fig. 23 ist die Hälfte eines Kerns bei stärkerer Vergrößerung dargestellt; man bemerkt eine große, ganz blaßgefärbte Kugel als Rest des Nucleolus. Das ist nicht die Regel, aber man findet überhaupt bei beiden Arten die mannigfachsten Variationen des oben geschilderten Verhaltens der Nucleolen. Doch möchte ich darauf hier nicht genauer eingehen. Auch das Verhalten des Nucleolus den angewandten Farbstoffen gegenüber bespreche ich nicht ausführlich; ich möchte nur bemerken, daß es äußerst variabel ist. So ist zuweilen in einem Schnitt der Nucleolus des einen Kerns rötlich (mit Pikrokarmin) und im andern blau (mit Hämatoxylin) gefärbt; sogar derselbe Nucleolus kann an verschiedenen Stellen verschieden tingiert sein, ohne daß darin eine Regelmäßigkeit zu erkennen wäre.

Bei den Cladoceren zerfällt nach Kühn (08) der Nucleolus ziemlich rasch in eine große Menge von kleinen Tröpfchen, die dann den ganzen Kernraum erfüllen und das Chromatin verdecken. Bei den Ostracoden ist der Prozeß des Zerfallens des Nucleolus wohl derselbe, nur entstehen die Tröpfchen nach und nach, und in demselben Maße, wie sie sich bilden, verschwinden sie auch wieder. Daher wird hier

das Chromatin von ihnen nicht verdeckt. Ein Austreten dieser Tröpfchen aus dem Kern in das Plasma habe ich nicht beobachtet, während ein solches bei verschiedenen andern Objekten beschrieben wurde. Aber natürlich kommen auch hier diese Tröpfchen oder die Reste des Nucleolus ins Plasma, wenn die Kernmembran verschwunden ist, sei es, daß sie dann noch als solche vorhanden sind, sei es, daß sie sich in der Grundsubstanz des Kerns schon aufgelöst haben.

Woltereck beschreibt als einen weiteren konstanten Bestandteil des Ostracodeneies ein scharf konturiertes, glashelles Bläschen, das stets in Einzahl im Kern vorhanden sein und der Kernwand anliegen soll. Er nennt es »Vesicula vitrea«. Es entsteht nach Woltereck mit dem Dotterkern und verschwindet in demselben Augenblick, in welchem die Kernmembran sich auflöst. Dieses sehr auffallende Bläschen habe ich auch gefunden, aber nicht nur in Einzahl, sondern auch zwei oder drei (Fig. 18 und 51), während es in andern Fällen fehlte. Es liegt ferner nach meinen Beobachtungen auch durchaus nicht immer der Kernwand an, sondern an einer beliebigen Stelle im Kernraum. Es läßt sich nun nicht scharf abgrenzen gegen jene kleinen Kügelchen, welche beim Zerfall des Nucleolus auftreten und zuweilen von einer so großen Vacuole erfüllt sind, daß nur eine dünne Wandschicht übrigbleibt. Ich halte daher diese »Vesicula vitrea« nicht für einen besonderen konstanten Kernbestandteil, sondern für ein der Auflösung entgegengehendes Zerfallsprodukt des Nucleolus.

Das Zellplasma während der Wachstumsperiode.

Die gemeinsame Plasmamasse, welche sich im blinden Ende des Keimschlauches zwischen den Kernen findet, beginnt unmittelbar nach der Auflösung des Synapsisknäuels an Volumen zuzunehmen und grenzt sich dann in einzelne Zellterritorien ab. Im ersten Teil der Wachstumsperiode ist die Zunahme des Zelleibes im Gegensatz zu der des Kerns noch gering, um so beträchtlicher aber im zweiten Teil. Die Eier sind, wie Woltereck angibt, von zwei Hüllen umgeben. Die äußere, dünnere Schicht wird vom Eileiterepithel abgeschieden, die innere ist eine Umbildung der oberflächlichen Plasmaschicht des Eies. Auf die Struktur des Plasmas gehe ich nicht ein.

Die auffallendste Erscheinung im Plasma des Ostracodeneies, den Dotterkern, hat schon Woltereck gebührend gewürdigt. Er tritt nach Woltereck auf, »vom Beginn des Wachstums der Eizelle, wenn Chromatin und Nucleolus sich aufzulösen scheinen, bis zum

Verschwinden der Kernmembran des reifen Eies, wenn man wenigstens die zahlreichen dunklen Flecke, die oft im Dotter desselben erscheinen, als ‚Dotterkern'-Substanz auffassen will. Zwischendurch scheinen diese tingierbaren Differenzierungen im Cytoplasma oftmals zu verschwinden und wieder aufzutauchen«. Nach WOLTERECK handelt es sich bei den Ostracoden um einen »echten« Dotterkern, welcher mit dem Centrosom nichts zu tun hat, vielmehr mit den Ernährungs- und Wachstumsverhältnissen der Zelle. Und zwar soll er seinen Ursprung von der Nucleolarsubstanz nehmen, indem dieselbe in lösbarer Form durch die Kernmembran hindurchtritt und sich draußen wieder zu den Dotterkernen verdichtet.

Nach meinen Beobachtungen sieht der Dotterkern in den Eiern der verschiedenen Arten sehr verschieden aus. Bei *Cypris fuscata* tritt er erst etwas nach dem Beginn des Wachstums auf, als ein in der Regel kugeliger Körper, der an einer beliebigen Stelle im Zellplasma liegen kann. Bei dieser Art habe ich selten mehr als einen gefunden (Fig. 14). Er verschwindet hier auch wieder sehr frühzeitig, lange vor der Dotterbildung, und zwar scheint er sich aufzulösen. Ich schließe das wenigstens daraus, daß er allmählich in eine helle Vacuole zu liegen kommt und dann eine zackige, gleichsam angefressene Oberfläche erhält. Bezüglich des Eiplasmas wäre noch nachzutragen, daß die ersten Dotterschollen in einer äußeren Zone entstehen, die sich dann mehr rötlich (mit Pikrokarmin) färbt, während eine innere Zone um den Kern herum zunächst noch dotterfrei und bläulich (mit Hämatoxylin) tingiert ist (Fig. 20). Erst später, kurz vor der Auflösung der Kernmembran, verschwindet diese innere Zone, und das Zellplasma wird gleichmäßig mit Dotter erfüllt.

Weit auffallender ist der Dotterkern bei *Cypris reptans*, indem gewöhnlich mehrere auftreten, die auch viel länger bestehen bleiben. Der Beschreibung von WOLTERECK habe ich nur hinzuzufügen, daß alsbald nach Verschwinden der Dotterkerne die ersten Dotterschollen auftreten, und zwar wie bei voriger Art zuerst in einer äußeren Zone.

In den Ovocyten von *Notodromas* treten die Dotterkerne am stärksten hervor. Hier sind zunächst ebensolche vorhanden wie bei *Cypris fuscata* (Fig. 67 und 68). Außerdem kommen aber später noch andre hinzu, welche die Gestalt dünner Fäden besitzen und dicht unter der Oberfläche des Eies parallel zu ihr liegen. In Fig. 69 ist ein Schnitt abgebildet, in welchem diese Dotterkernfäden in großer Zahl und Ausdehnung getroffen sind. Ich habe sie übrigens auch in den lebenden oder überlebenden Eiern deutlich sehen können.

Später zerfallen alle Dotterkerne in kleinste Partikelchen, welche in der äußeren Zone des Eiplasmas liegen. In dieser treten dann die ersten Dotterschollen auf, so daß hier ganz dasselbe Bild entsteht wie bei *Cypris fuscata* und *reptans*.

Auch in den Spermatocyten von *Notodromas* finden sich, wie nebenbei bemerkt sei, einige kleine Körperchen im Plasma, die sich färberisch ganz ähnlich wie die Dotterkerne verhalten.

Wenn nun auch die im vorstehenden beschriebenen Gebilde sehr verschieden aussehen, so glaube ich doch, daß sie überall physiologisch gleichwertig sind. Was ihre Entstehung anlangt, so möchte ich sie nicht wie Woltereck vom Nucleolus ableiten, obwohl sie sich Farbstoffen gegenüber ähnlich wie dieser verhalten. Denn bei *Notodromas* entstehen die Dotterkernfäden ganz dicht unter der Oberfläche des Eies, also möglichst entfernt vom Nucleolus; es ist schwer einzusehen, warum die Nucleolarsubstanz gerade bis an die Eioberfläche wandern sollte, um dort die Dotterkerne zu bilden. Die Entstehung und die physiologische Rolle der Dotterkerne bei den Ostracoden läßt sich vielleicht erschließen, wenn wir die ganz ähnlich färbbaren Schollen vergleichend in Betracht ziehen, die Kühn (08) in dem Cladocerenei fand. Diese liegen da, wo die Nährzellen resorbiert werden, treten während der Hauptresorptionszeit auf, und Kühn betrachtet sie als ein intermediäres Produkt in diesem Stoffumsatz. Jedenfalls spricht alles dafür, daß diese Schollen sich aus von außen aufgenommener Substanz bilden und nicht etwa aus dem Nucleolus. Mit diesen Schollen im Cladocerenei möchte ich die Dotterkerne der Ostracoden homologisieren. Sie stellen also Ablagerungen aufgenommener Nährstoffe dar, die zur Zeit der Dotterbildung zerfallen oder sich auflösen und zum Aufbau der Reservesubstanz des Eies beitragen. Aus ihrer Verschiedenheit in den Eiern der verschiedenen Ostracodenarten geht hervor, daß die feineren Vorgänge beim Wachstum der Eier bei verschiedenen Arten nicht ganz gleich sind. Ich muß es hier unentschieden lassen, ob der Dotterkern der Ostracoden jenen ebenso genannten Gebilden vergleichbar ist, die nach ihrer Lage in näherer Beziehung zum Eikern zu stehen scheinen, wie z. B. der Dotterkern im Ei von *Molgula* nach Crampton (99).

Differenzierung von Ei- und Nährzellen.

Die Angaben Wolterecks über das Verhalten der Nährzellen kann ich im wesentlichen bestätigen und beschränke mich daher auf einige Bemerkungen über die Nährzellen von *Cypris fuscata*. Zunächst

verweise ich auf Fig. 36—43 und Fig. 20, in denen die verschiedenen Entwicklungsstadien derselben dargestellt sind. Die Differenzierung der beiden Sorten von Zellen von dem indifferenten Ausgangspunkt an (Fig. 10) gibt sich, wie Woltereck schon beschrieben hat, zunächst dadurch kund, daß in den Nährzellen die Chromosomen sich stark verkürzen (Fig. 36 und 37), während in den Eizellen das nicht eintritt, die Chromosomen sich späterhin vielmehr verlängern (siehe oben). Im Wachstum halten die Nährzellen anfangs gleichen Schritt mit den Eizellen, dann aber hört ersteres ganz auf. Wenn die Chromosomen ganz kurz, fast würfelförmig geworden sind, kann man ihre Längsspaltung kaum noch sehen (Fig. 37). Später wird sie aber wieder sehr deutlich (Fig. 38 und 39) und einzelne der Chromosomen nehmen dabei Tetradengestalt an (Fig. 38). Doch möchte ich auf diese Tetraden kein besonderes Gewicht legen, da es hier nur immer einzelne Chromosomen sind, welche dieses Aussehen besitzen, und da die Tetradenform nicht durch eine Querspaltung entsteht, sondern offenbar nur durch die besondere Gestalt und Biegung der Längshälften der Doppelstäbchen. Die Chromosomen erfahren dann degenerative Veränderungen, indem sie zunächst eine unregelmäßige Gestalt annehmen (Fig. 40), dann erhalten sie eigentümliche Ausläufer (Fig. 41); weiterhin lockern sich alle Chromosomen auf, so daß jedes gleichsam einen Kern für sich darstellt (Fig. 42); dann verschmelzen alle zu einer einheitlichen Masse, in welcher dichtere Stellen noch die ursprünglich gesonderten Chromosomen andeuten (Fig. 43), und schließlich wird der Kern zu einer ganz dunkel färbbaren, aber immer noch aus einzelnen Klümpchen zusammengesetzten Masse (Fig. 20). Ein oder auch mehrere Nucleolen können vorhanden sein (Fig. 42 und 43), zuweilen auch ein blaßgefärbter Dotterkern (Fig. 43). Die Zahl der Chromosomen läßt sich sehr häufig auf annähernd 24 bestimmen; unzweifelhafte Fälle einer »Hyperchromatose«, welche Woltereck beschreibt, habe ich nicht finden können. In Schnittpräparaten hat man häufig den Eindruck, daß zu jeder Eizelle eine Nährzelle kommt; wenn man aber ein Ovarium in toto betrachtet, so sieht man, daß die Nährzellen ganz unregelmäßig zwischen den Eiern verteilt sind. Was ihre Funktion anlangt, so kann man zwar vermuten, daß ihr Material, zum Teil wenigstens, in flüssiger Form von den Eiern resorbiert wird. Bestimmte Anhaltspunkte für diese Annahme hat man aber hier eigentlich nicht. Bei andern Tieren, welche charakteristische Nährzellen besitzen, wie z. B. die Cladoceren, sieht man nach Kühn (08), daß das Eiplasma da, wo die Nährzellen ihm anliegen,

anders beschaffen ist als in den übrigen Teilen des Eies, so daß also hier sichtbare Anzeichen für eine Resorption der Nährzellen in das Ei vorhanden sind. Davon ist bei den Ostracoden nichts zu sehen (Fig. 20). Auch nehmen ihre Nährzellen späterhin nur unbedeutend an Größe ab (Fig. 20 ist bei viel schwächerer Vergrößerung gezeichnet als die Fig. 36—43). Sie werden, soweit ich feststellen konnte, schließlich ganz oder in Brocken zerfallen, mit den Eizellen ausgestoßen und dürften daher nutzlos zugrunde gehen. Ich möchte sie deshalb weniger für eigentliche Nährzellen ansehen als für Eizellen, die aus irgend einem Grunde sich nicht normal ausbilden können. Vielleicht ist die Ursache zum Teil in den Chromosomen zu suchen. Wie ich oben erwähnte, nehmen dieselben in den Nährzellen sofort die definitive Gestalt von kurzen Doppelstäbchen an, in den Eizellen aber erst nach einer beträchtlichen Vergrößerung während der Wachstumsperiode. Bleibt diese nun aus, so kann das möglicherweise die Ursache sein, daß diese Zelle die Wachstumsperiode nicht durchläuft und mithin sich nicht zur Eizelle ausbildet.

3. Richtungsteilungen.

Parthenogenetische Eier: *Cypris fuscata.* — Wie Weismann und Jshikawa (88) feststellten, bilden die parthenogenetischen Ostracodeneier nur einen Richtungskörper. Woltereck zeigte dann, daß eine Reduktion der Chromosomenzahl dabei nicht stattfindet, und er faßte die Teilung der Chromosomen in der Richtungsspindel als eine Längsteilung auf. — Gegen Ende der Wachstumsperiode fanden wir im Eikern von *Cypris fuscata* eine größere Anzahl längsgespaltener Fäden, die zum Teil noch ziemlich lang, zum Teil schon ganz kurz sind (Fig. 21). Aus dieser Erscheinung schließe ich, daß die Fäden sich verkürzen, nicht aber, daß sie sich segmentieren; denn dann müßte die Zahl der Chromosomen in der Richtungsspindel eine viel größere sein. Es werden schließlich aus ihnen ganz kurze und verhältnismäßig sehr dicke Doppelstäbchen (Fig. 22 und 23; in letzterer ist der Kern stärker vergrößert, aber nur zur Hälfte gezeichnet). Ich möchte an dieser Stelle nochmals daran erinnern, daß jetzt die Chromosomen so aussehen wie in den jungen Nährzellen, welche sich eben von den Eizellen differenziert haben (Fig. 37). Solche sehr kleine Chromosomen in Form von Doppelstäbchen gehen auch bei den Cladoceren nach Kühn (08) aus dem Eikern hervor. Nur treten sie hier scheinbar plötzlich an einer Stelle des Kerns in Erscheinung. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß die ganze Entwicklung dieser

Chromosomen. aus den längsgespaltenen Chromatinfäden früherer Stadien bei Cladoceren und Ostracoden sehr übereinstimmend verläuft, nur werden die Chromatinfäden bei ersteren während einer bestimmten Entwicklungsperiode vollkommen durch die Nucleolarmasse verdeckt.

Die Kernmembran verschwindet nun, und die Grundsubstanz des Kerns färbt sich immer intensiver mit Hämatoxylin; sie sieht schließlich aus wie eine unregelmäßig begrenzte Insel von Bildungsplasma innerhalb des Dotters. Gewöhnlich findet sich in ihr noch ein Rest des Nucleolus (Fig. 24), der aber schon in den nächsten Phasen verschwunden ist. Dabei wird die Plasmainsel immer kleiner. Teile von ihr schnüren sich ab und verteilen sich zwischen den Dotterkugeln, und schließlich nimmt die Plasmamasse — sehr häufig wenigstens — eine gestreckte Gestalt an, nicht unähnlich einer Spindel (Fig. 25—27). Die Chromosomen sind während dieser Zeit kleiner geworden und haben sich annähernd in eine Ebene, die Äquatorialebene, angeordnet. Daher kann man jetzt in vielen Fällen ganz sicher konstatieren, daß es 24 sind (Fig. 25). Sie stellen nun kleinste Doppelstäbchen oder Doppelkügelchen dar; vielleicht erscheinen sie als letztere nur deshalb, weil die Stäbchen in der Verkürzung gesehen werden, in mehreren Fällen sind es aber, wie mir scheint, wirklich Doppelkügelchen. Die Eier, in denen die erwähnte Plasmainsel die Gestalt einer Spindel angenommen hat (Fig. 26 und 27), stehen kurz vor der Ablage. In ihnen haben die Chromosomen eine ganz andre Gestalt bekommen, deren Entstehung ich nicht sicher verfolgen konnte. Man erkennt sie nur, wenn man die Spindel von der Seite sieht, und in diesem Falle kann man wiederum nicht alle Chromosomen sehen; ich habe auch nur diejenigen eingezeichnet, die sich gegenseitig nicht decken. Die Chromosomen sind jetzt nämlich (Fig. 26 und 27) dicke, an den Enden abgerundete Stäbchen, ohne Spur einer Trennungsspalte, parallel zur Längsachse der Spindel orientiert. — Noch innerhalb des Eileiters erscheinen zuweilen in der spindelförmigen Plasmainsel die Spindelfasern, in der Regel findet man aber erst in den abgelegten Eiern ausgebildete Richtungsspindeln, welchen Centriolen stets fehlen. Die Teilung tritt offenbar sehr bald nach der Eiablage ein, denn es gelang mir nicht, die allerersten Stadien der Metaphase zu finden. Fig. 28 zeigt ein Stadium der Polwanderung der Tochterchromosomen, die bei dieser Ansicht natürlich nicht alle zu überblicken sind (man kann mindestens 32 zählen). Sehr viele dieser Tochterchromosomen haben V-Form.

Während sie nun nach den Polen hinrücken (Fig. 29), verkleben sie anscheinend miteinander zu zwei kompakten Tochterplatten (Fig. 30). Die Teilung wird vollendet, und dann findet man im Innern des Eies den Furchungskern (Fig. 31), der nach einem kurzen Ruhestadium sofort wieder in die Prophase der ersten Furchungsteilung übergeht. Der Richtungskörper besteht aus einem Kern im Ruhezustand und einem dotterhaltigen Zellkörper, der vom Ei durch eine Plasmaschicht abgegrenzt ist. Fig. 32 zeigt den Kern des Richtungskörpers etwas stärker vergrößert, bevor er sich in ein Bläschen umgewandelt hat.

Welcher Art ist nun die Teilung der Chromosomen in der Richtungsspindel? WOLTERECK gibt, wie erwähnt, an, daß bei *Cypris reptans*, wo ich diese Stadien nicht untersuchte, eine Längsspaltung vorliegt; allerdings kann man das seinen Abbildungen nicht unmittelbar entnehmen. Jedenfalls aber kann hier wie bei *Cypris fuscata* keine Reduktionsteilung vorliegen, da die Zahl der Chromosomen in den parthenogenetischen Ostracodeneiern eben nicht reduziert wird. Auch bei *Cypris fuscata* liegen die Verhältnisse bezüglich der Richtung der Chromosomenteilung nicht klar. Doch möchte ich wie WOLTERECK eine Längsteilung annehmen, und zwar aus zwei Gründen. Erstens ist in den Chromosomen während der Prophase eine solche präformiert, und da nur eine Teilung durchgeführt wird, ist es wahrscheinlich, daß es die ist, die vorbereitet war. Zweitens haben die Tochterchromosomen mindestens zum Teil V-Form, eine Gestalt, welche man bei Längsteilung der Chromosomen im Stadium der Metaphase wohl fast immer findet. Was bedeuten nun aber jene eigentümlichen Stäbchen der Fig. 26 und 27? Ich bin der Ansicht, daß aus den kurzen Doppelstäbchen der vorhergehenden Stadien durch entsprechende Krümmung der Längshälften »Ringe« entstehen, welche in der Richtung, die senkrecht zur früheren Längsspalte steht, so stark auseinandergezogen werden, daß ihr Lumen verschwindet. Dann wird auch die V-Form der Tochterchromosomen verständlich, was ich nicht weiter auszuführen brauche. Gewisse Beobachtungen, die bei der Besprechung der befruchtungsbedürftigen Eier zu erwähnen sein werden, sprechen dafür, daß diese heterotypischen Figuren nur dann entstehen, wenn die Teilung der Chromosomen nicht sofort nach ihrer Einstellung in die Äquatorialebene durchgeführt wird, d. h. wenn die Eier etwas länger als nötig im Eileiter verharren. Auch bei allen andern genauer untersuchten parthenogenetischen Eiern mit einem Richtungskörper ist die Teilung der Chromosomen eine Längsteilung. Bei den Cladoceren kann nach KÜHN (08) darüber kein Zweifel sein,

und zwar ist die Teilung hier ebenfalls heterotypisch. Auch Tannreuther (07) kommt zu dem Schlusse, daß die Teilung der Chromosomen in den parthenogenetischen Aphideneiern wie eine gewöhnliche somatische Mitose verläuft, mithin eine Längsteilung ist. Ich habe diese Frage, welcher man bei den parthenogenetischen Eiern gewöhnlich keine große Wichtigkeit beilegt, weil man eine Längsteilung für selbstverständlich ansieht, genauer besprechen müssen im Hinblick auf die Vorgänge in den befruchtungsbedürftigen Eiern.

Auf die weitere Entwicklung des parthenogenetischen Ostracodeneies brauche ich hier nicht einzugehen, da sie schon von Woltereck ausführlich behandelt wurde und ich seinen Befunden nichts hinzuzufügen habe. Ich habe nur, um die Chromosomenzahl in den somatischen Zellen sicherzustellen, noch zwei Furchungskerne abgebildet, welche sich in Vorbereitung zur Teilung befinden. In dem einen Kern (Fig. 33), dessen Membran schon verschwunden ist, liegen kürzere und längere Chromosomen, deren Zahl durch genaues Zeichnen mit dem Zeichenapparat auf 24 bestimmt werden konnte. In dem andern Kern ist die Vorbereitung zur Teilung weiter fortgeschritten, die Chromosomen haben sich verkürzt und verdickt (Fig. 34); auch hier sind 24 Chromosomen zu zählen, wobei zu beachten ist, daß zwei derselben von andern zum Teil überlagert werden. Fig. 35 zeigt schließlich das Ende der Metaphase einer Furchungsteilung, man sieht an den Enden der Spindel Astrosphären und in ihrem Äquator eine sogenannte Mittelplatte. Die Chromosomen kann man hier natürlich nicht zählen. Centriolen konnte ich nicht nachweisen.

Befruchtungsbedürftige Eier: *Notodromas monacha.* — Diese Art stimmt hinsichtlich der Umwandlung des Keimbläschens in die erste Richtungsspindel vollkommen mit *Cypris fuscata* überein. Die Kernmembran löst sich auf, und seine Grundsubstanz wandelt sich in eine Plasmainsel um, in welcher Reste des Nucleolus kürzere oder längere Zeit nachweisbar sind (Fig. 75 und 76). Die früher beschriebenen Chromatinstränge, die sich aus dem herangewachsenen Keimbläschen scheinbar neu herausgebildet hatten, werden kürzer und dünner (Fig. 75); allmählich tritt, wenigstens in einigen Stäbchen, eine Längsspalte hervor (Fig. 76), und schließlich entstehen auch hier ganz kurze Doppelstäbchen oder auch Doppelkügelchen, wie wir sie von *Cypris fuscata* kennen (Fig. 77 und 80). Irgend eine Andeutung einer Querspalte in den Chromosomen ist nicht vorhanden, tetradenförmige Chromosomen gibt es hier nicht. Die Zeit der Ausbildung der ersten Richtungsspindel variiert auch hier.

Fig. 80 ist z. B. einem abgelegten Ei entnommen, und man sieht, daß sich hier die Chromosomen eben erst zu einer Äquatorialplatte anordnen. Fig. 81 zeigt eine schon ausgebildete Spindel, die Fasern sind allerdings kaum zu erkennen. Um die Spindel herum liegen noch einige Reste der Plasmainsel. Die Chromosomen erscheinen als längsgeteilte, sehr kurze Stäbchen und sind so angeordnet, daß ihre Längsspalte in der Äquatorialebene liegt. Man kann bei dieser seitlichen Ansicht natürlich nicht alle Chromosomen erkennen. In andern Fällen ist die erste Richtungsspindel schon in den noch im Ovidukt befindlichen Eiern ausgebildet (Fig. 78 und 79). Dann zeigen auch hier wiederum die Chromosomen eine ganz andre Gestalt, wie das schon für *Cypris fuscata* beschrieben wurde. Nach der Ablage geht die Teilung dann rasch vor sich. Fig. 82 und 83 zeigen Stadien der Metaphase. Die Chromosomen lassen sich, wenn man die Spindel etwas schräg zur Ansicht bekommt, gut zählen, und in Fig. 83 sieht man auch, daß einige der Chromosomen V-Form haben, wie bei *Cypris fuscata*. Das Ende der Teilung ist in Fig. 84 erreicht; centralwärts liegt der Kern der Ovocyte zweiter Ordnung, aus einem Klumpen dicht aneinanderliegender Chromosomen bestehend. Peripher sieht man die Chromosomen des ersten Richtungskerns mehr zerstreut. Beide Kerne sind durch einen Plasmastrang verbunden, welcher wohl aus den Spindelfasern hervorgegangen ist. Zwischen der Ovocyte zweiter Ordnung und dem ersten Richtungskörper ist eine trennende Plasmaschicht aufgetreten, welche aber später wieder verschwindet.

Stadien der zweiten Richtungsteilung sind sehr selten zu finden. In Fig. 85 sieht man peripher den ersten Richtungskern, noch ziemlich unverändert, und weiter innen die zweite Richtungsspindel. Sie ist der Länge nach durchschnitten, so daß im abgebildeten Schnitt fünf, im nächsten drei Chromosomen liegen. Da diese sich daher gegenseitig nicht verdecken, kann man sehr gut erkennen, daß sie auf diesem Teilungsstadium »Ringe« darstellen. Deren Entstehung läßt sich nur so erklären, daß die Chromosomen nach der ersten Richtungsteilung sich etwas verlängern — andeutungsweise ist dies ja an den V-förmigen Tochterchromosomen (Fig. 83) zu erkennen — und sich dann der Länge nach »heterotypisch« teilen.

Nur ganz kurz will ich auf das Verhalten der Richtungskörper eingehen. Nach der Bildung des zweiten Richtungskerns bereitet sich der erste zur Teilung vor. Man sieht in dem einen Richtungskern der Fig. 86 die acht Chromosomen in einer Äquatorialplatte

angeordnet. Der zweite Richtungskörper besteht aus einem dunkel gefärbten Kern in einem Plasmahof. Die Teilung des ersten Richtungskerns selbst habe ich nicht beobachten können; ich vermag daher nicht anzugeben, ob seine Teilung eine mitotische ist, wie das nach dem beschriebenen Vorbereitungsstadium zu vermuten ist, oder eine Art von indirekter, wie es WOLTERECK für die Teilung des Richtungskerns in den parthenogenetischen Eiern annimmt. Das Resultat ist jedenfalls, daß schließlich peripher im Eiplasma drei ganz gleich aussehende dunkle Kerne mit je einem Plasmahof liegen (Fig. 87). Die Kerne der Richtungskörper haben in den befruchtungsbedürftigen Eiern, soviel ich beobachten konnte, nie das Aussehen von Bläschen, wie es der Richtungskern bei *Cypris fuscata* zeigt. Die Verlagerung der Richtungskörper zwischen die Furchungszellen erfolgt hier ebenso wie in den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern nach WOLTERECK.

Ich möchte schließlich noch ganz kurz auf die Ausbildung der ersten Richtungsspindel bei *Cypris ovum* hinweisen. Aus den Fädchen in dem sich auflösenden Kern (Fig. 99 und 100) gehen entweder längsgespaltene, ganz kurze Chromosomen hervor, die sich als solche derart in die Äquatorialebene einstellen, daß ihre Längsspalte in diese Ebene fällt (Fig. 102), oder wiederum die längsovalen Gebilde, die wir schon bei *Cypris fuscata* und *Notodromas* fanden, und welche parallel zur Achse der Spindel stehen (Fig. 101). Die abgelegten Eier dieser Art habe ich nicht untersucht.

In welchen Richtungen werden nun die Chromosomen während der beiden Reifungsteilungen in den befruchtungsbedürftigen Ostracodeneiern durchgeteilt? In vielen Fällen verläuft in ihnen die erste Richtungsteilung genau ebenso wie in den parthenogenetischen Eiern, wie wir gesehen haben; und es folgt daraus, daß die Chromosomen hier wie dort eine Längsspaltung erfahren. Das wird außerdem noch dadurch ganz sicher gestellt, daß in solchen Eiern von *Notodromas*, welche vermutlich frühzeitig abgelegt werden, jene etwas schwierig zu deutenden »Ringe« (Fig. 78 und 79) gar nicht gebildet werden, sondern die längsgeteilten Chromosomen sich so in der Äquatorialebene orientieren, daß ihre eine Längshälfte nach dem einen Pol zu gelegen ist und die andre nach dem entgegengesetzten. Die zweite Reifungsteilung kann aus zwei Gründen ebenfalls nichts andres sein als eine Längsteilung. Denn erstens ist bei allen Objekten, wo man eine Querteilung der Chromosomen beschrieben hat, diese an denselben vorher irgendwie angedeutet, indem meistens die Chromosomen

Tetradenform haben. Das fehlt hier vollständig. Und zweitens kommen die ringförmigen Chromosomen (Fig. 85), abgesehen von einigen weniger sicher begründeten Auffassungen, nur da vor, wo die Chromosomen längsgeteilt werden, sei es, daß die Längsspalte die Hälften eines Einzelchromosoms trennt, sei es, daß sie der Ausdruck der Längskonjugation zweier zu einem Doppelchromosom verbundener Einheiten ist. Ich fasse also beide Reifungsteilungen in den befruchtungsbedürftigen Eiern der Ostracoden als Längsteilungen auf. Die erste ist mindestens in den nach der Wachstumsperiode erscheinenden Chromosomen schon vorgebildet (Fig. 76); ob sie schon durch die Längsspalte in den Chromosomen vor der Wachstumsperiode präformiert ist, wie in den parthenogenetischen Eiern, bleibt bei *Notodromas* unentschieden, da die Chromosomen während der Wachstumsperiode anscheinend nicht erhalten bleiben. Die zweite Längsspalte ist vor der Teilung, z. B. in den Tochterchromosomen der ersten, nicht sichtbar vorbereitet. Auf die Frage, ob eine der beiden Längsteilungen eine Reduktionsteilung ist, komme ich im theoretischen Teil zurück.

Der Vorgang der Befruchtung und der Furchung der Eier von *Notodromas* soll hier nicht besprochen werden. Ich verweise nur auf Fig. 88, wo man die beiden Vorkerne nebeneinander liegen sieht; die Spindel hat sich schon angelegt, an ihren Polen sieht man Astrosphären. Centriolenartige Körnchen konnte ich bei der Färbung mit Hämatoxylin nur ausnahmsweise darstellen (Fig. 89); bei der Behandlung nach Heidenhain blieben die Dotterschollen stets so stark gefärbt, das ich kein einwandfreies Resultat bekam. Die beiden Vorkerne verschmelzen vor der Teilung nicht miteinander, sondern jeder macht die Prophasen für sich durch, so daß man in der Äquatorialplatte zwei Gruppen von je acht Chromosomen findet. Die Kerne des Zweizellenstadiums sind einheitlich. Wenn sie sich aber zur Teilung vorbereiten (Fig. 89), dann erscheinen in ihnen die 16 Chromosomen wieder in zwei Gruppen zu je acht. Dieser gonomere Zustand, der nach Häcker eine sehr weitverbreitete Erscheinung ist, läßt sich später nicht mehr erkennen. In den Äquatorialplatten späterer Furchungsmitosen (Fig. 90) liegen vielmehr alle 16 Chromosomen ohne Scheidung in zwei Gruppen nebeneinander.

Anhangsweise möge noch kurz auf die Größenunterschiede der Chromosomen hingewiesen werden, welche man in Richtungs- und Furchungsspindeln aller untersuchten Arten findet. Da aber, wie oben ausgeführt wurde, die Chromosomen sehr beträchtliche Größen-

veränderungen durchmachen, und zwar wohl nicht alle gleichzeitig, so kann ich hier auf Unterschiede in ihrer Größe keinen besonderen Wert legen. Denn es gelang mir nicht, innerhalb jedes Kerns konstante Größenunterschiede zu finden, ebensowenig wie ich unter den Chromosomen der Furchungszellen von *Notodromas* nach ihrer Größe Chromosomenpaare entdecken konnte. Wenn es daher sicher ist, daß bei verschiedenen Tieren, insbesondere bei Insekten, solche konstanten Größenunterschiede beobachtet werden können, so muß es offenbar, wie HÄCKER (07) hervorhebt, neben diesen noch inkonstante geben. Andre Autoren, z. B. MEVES (07), beurteilen die vorliegenden Angaben über konstante Größenunterschiede überhaupt sehr skeptisch.

Theoretischer Teil.

Schon im ersten Teil dieser Arbeit habe ich verschiedene Fragen, die sich an die Vorgänge in den reifenden Keimzellen anknüpfen — die Bedeutung des Synapsisstadiums u. a. —, besprochen und bemerkt, was nach meiner Ansicht die hier mitgeteilten Beobachtungen zu ihrer Lösung beitragen dürften. Hier will ich nur noch auf zwei Probleme näher eingehen, nämlich auf das der Chromosomenreduktion und auf die Theorie der Individualität der Chromosomen. Diese beiden Fragen sind ja unlösbar miteinander verknüpft.

1. Individualität der Chromosomen.

Ich beabsichtige allerdings nicht, die Individualitätstheorie in ihrem ganzen Umfang zu besprechen, da dieses ja in neuester Zeit in erschöpfender Weise BOVERI (07) und HÄCKER (07) als Anhänger derselben und FICK (07) und MEVES (07) als ihre Gegner getan haben. — Es gibt in der Entwicklung der Spermatocyten und Ovocyten zwei Perioden, während welcher das individuelle Fortbestehen der Chromosomen bezweifelt werden kann und bezweifelt wird. Die erste Periode schließt sich an die Anaphase der letzten Teilung der Urkeimzellen an und dauert so lange, bis die Chromosomen in den jungen Spermatocyten und Ovocyten als »Individuen« erkennbar sind. Während des Ruhestadiums des Kerns, das zu dieser Zeit besteht, konnten die Chromosomen nur in ganz wenigen Fällen sicher oder auch nur mit Wahrscheinlichkeit als morphologische Einheiten verfolgt werden. Es müssen sich bezüglich dieser Periode die Anhänger der Individualitätstheorie darauf berufen, daß die Unmöglichkeit ihres Nachweises bei diesen fast immer sehr kleinen Kernen

noch nicht beweist, daß sie nicht richtig ist; es liegt in der Natur der Sache, daß die Entscheidung über die Individualitätstheorie nur bei einer beschränkten Zahl besonders günstiger Objekte gefällt werden kann. Ich brauche kaum besonders zu betonen, daß auch bei den Ostracoden das Chromatin in den jungen Spermato- und Ovocyten derart angeordnet ist, daß von individuell fortbestehenden Chromosomen nichts zu erkennen ist.

Es ist aber weniger das Verschwinden der Chromosomen während dieses Ruhestadiums am Anfang der Entwicklung der Spermatocyten und Ovocyten, das von den Gegnern der Individualitätstheorie ins Feld geführt wird, als vielmehr die Auflösung der Chromosomen während eines Ruhestadiums, das in die Wachstumsperiode fällt. Ein solches zweites Ruhestadium mit Auflösung der Chromosomen ist bekanntlich von sehr vielen Autoren beschrieben worden; es sei nur an die Untersuchungen von Schockaert (01 und 02) bei den Polycladen, von Bonnevie (06) bei *Enteroxenos,* von Stschelkanovzew (04) bei *Aphis*, von Goldschmidt (08) bei *Dicrocoelium lanceatum* erinnert. Auch Meves (07) betont, daß er bei keinem Objekte ein Ruhestadium in den Spermatocyten (und wohl auch in den Ovocyten) vermißt hat. Und Fick (07) ist der Ansicht, daß die Diskontinuität der Chromatinfiguren in der Eireifung besonders auffällig ist; ja er ist sogar der Meinung, daß jetzt wohl allgemein anerkannt werde, daß von einer Erhaltung der Chromosomen im Wachstumsstadium keine Rede sein kann. Es ist klar, daß die Annahme einer Reduktionsteilung im Sinne Weismanns Schwierigkeiten begegnet, wenn die erwähnte Auffassung richtig ist. Daher haben denn auch mehrere Autoren, obwohl sie eine Reduktionsteilung gefunden haben, es dennoch unentschieden gelassen oder direkt bezweifelt, ob eine Reduktionsteilung im Weismannschen Sinne vorliegt. Nun scheint mir aber mindestens die Ansicht nicht berechtigt zu sein, daß die Chromosomen bei allen Tieren während der Wachstumsperiode ihre Individualität aufgeben. In den kleinen, dotterarmen Eiern von *Planaria* habe ich (06) das, wie ich glaube, vollkommen ausschließen können. Es ist aber von vornherein zu erwarten, daß sich die dotterreichen Eier in dieser Beziehung etwas anders verhalten. Denn in ihnen ist der Kern als Stoffwechselcentrum, wie vielfach angenommen wird, ganz besonders stark in Tätigkeit, so daß die Chromosomen in ihnen nicht in jener Form erhalten bleiben können, welche sie in allen Zellen nur bei der Teilung annehmen. Daher darf es auch nicht auffallen, daß in den heranwachsenden Spermato-

cyten ein Ruhestadium, in dem die Chromosomen anscheinend ihre Individualität verloren haben, in sehr vielen Fällen sicher nicht vorhanden ist; beispielsweise sei hier an die Spermatocyten der Hemipteren (Montgomery 05) und von *Myxine* (Schreiner 05) erinnert. Die Spermatocyten machen eben zwar auch eine Wachstumsperiode durch, bleiben aber doch viel kleiner als die Ovocyten. Die Spermatocyten von *Notodromas* bilden allerdings hier eine auffallende Ausnahme; wie ich selbst oben kurz beschrieben habe, sind in ihnen die Chromosomen während der Wachstumsperiode nicht mehr zu erkennen, es ist in ihnen dasselbe Ruhestadium vorhanden wie in den Eiern. Aber die Spermatocyten der Ostracoden sind auch ganz auffallend groß oder werden es vielmehr während der Wachstumsperiode; denn auch die fertig entwickelten Spermatozoen besitzen ja im Verhältnis zum Tier ganz abnorm große Dimensionen. Wenn daher die Spermatocyten von *Notodromas* im Gegensatz zu den der allermeisten andern Tiere im Verlaufe der Wachstumsperiode in ähnlicher Weise an Größe zunehmen wie die Eier, dann darf es uns auch nicht auffallen, daß in ihnen, wie in den Eiern, ein Ruhestadium mit anscheinendem Zerfall der Chromosomen vorhanden ist.

Vergleicht man die vorhandenen Angaben, so kann nicht bezweifelt werden, daß die Kerne der Keimzellen bei den verschiedenen Arten von Tieren in der Wachstumsperiode sich sehr verschieden verhalten. Bei den einen scheinen die Chromosomen sich aufzulösen, bei den andern dehnen sie sich zu langen dünnen Fäden aus, die zuweilen kaum noch nachweisbar sind, namentlich wenn sie, wie bei den Cladoceren, von dem zerfallenden Nucleolus verdeckt werden; bei noch andern bleiben die Chromosomen in der Wachstumsperiode zweifellos erhalten.

In dieser Beziehung bietet meines Erachtens das Ei der verschiedenen Ostracodenarten ein besonders gutes Beispiel. Ich verweise auf die Seite 405—406 gegebene Zusammenfassung des Verhaltens des Chromatins bei den einzelnen Arten. Daraus ist, um es zu wiederholen, zu entnehmen, daß bei *Cypris fuscata* die Chromosomen während der ganzen Wachstumsperiode als mehr oder weniger deutlich längsgespaltene Stränge erhalten bleiben, die im Kernraum verteilt liegen. Es gelang mir allerdings nicht, auf diesen Stadien das Vorhandensein der 24 Chromosomen zahlenmäßig festzustellen, aber das ist auch schlechterdings unmöglich, weil sie stets mehrere Male durchschnitten sein müssen. Auch bei *Cypris fuscata* sind während der ganzen Wachstumsperiode die Doppelfäden einwandsfrei nachweis-

bar, allerdings nicht wie bei *Cypris fuscata* im Kernraum, sondern ausschließlich an der Kernoberfläche. Ich halte deshalb für beide Arten den Nachweis erbracht, daß während der Wachstumsperiode kein Zerfall und keine Auflösung der Chromosomen eintritt, sondern daß dieselben während dieser Zeit ihre Individualität beibehalten. Anders steht es mit *Cypris ovum* und *Notodromas monacha*. Ob die Chromatinstränge, die man bei ersterer Art während des Eiwachstums an der Oberfläche des Keimbläschens sieht, den Chromosomen entsprechen, ob dieselben also auch hier erhalten bleiben, muß ich unentschieden lassen. *Notodromas monacha*, allein untersucht, hätte wohl zu der Anschauung führen müssen, daß hier die Chromosomen sich während der Wachstumsperiode nicht erhalten.

Es ist aber meines Erachtens sehr unwahrscheinlich, daß die Ostracodenarten sich in diesem Entwicklungsabschnitt prinzipiell verschieden verhalten sollten, während die früheren und späteren Stadien so auffällig übereinstimmen. Deshalb glaube ich annehmen zu müssen, daß bei *Notodromas* die Chromosomen tatsächlich auch erhalten bleiben, daß sie uns aber aus mehreren Gründen nicht mehr erkennbar sind: Erstens weil sie ihre Färbbarkeit verlieren; dann weil sie sich stark verlängern und verdünnen, wobei gleichzeitig die Längshälften beträchtlich auseinanderweichen; und schließlich weil in dem Kern eine Grundsubstanz auftritt, die sich mit unsern Mitteln nicht von der Substanz der Chromosomen unterscheiden läßt. Später müssen dann, wie ich annehme, die Längshälften der Chromosomen einander sich wieder nähern, die Stränge verkürzen sich und werden dicker, wobei sie infolge Zunahme ihrer Färbbarkeit wieder sichtbar werden. Schließlich erscheinen sie als ganz ebensolche Stränge wie bei *Cypris fuscata*. Daß ihre Längsspalte jetzt nicht mehr sichtbar ist, während vorher die Längshälften weit auseinanderwichen, ist zwar auffallend, aber *Cypris fuscata* verhält sich ähnlich, insofern zu einem früheren Zeitpunkte die Längsteilung der Chromosomen ebenfalls viel schärfer ausgeprägt ist als während der Hauptwachstumsperiode.

Eine befriedigende Erklärung für das so verschiedene Verhalten der Eier der untersuchten Arten während der Wachstumsperiode läßt sich nicht geben. Man könnte vielleicht vermuten, daß die Keimbläschen bei den vier Arten verschieden stark als Stoffwechselcentren funktionieren müssen, so daß bei der einen Art die Chromosomen ihre gedrungene Form beibehalten können, bei der andern Art aber sich stark ausdehnen und in einen solchen Zustand übergehen müssen,

daß der Kern sich im sogenannten Ruhestadium befindet. Ein verschieden starkes Wachstum der ganzen Eier kann man als Grund hierfür aber nicht ins Feld führen, da die Eier aller Ostracoden im Verhältnis zum Tier ähnliche Größe haben: ja, die von *Cypris fuscata* und *reptans* sind sogar größer als die von *Notodromas* und *Cypris ovum*. Auf dem verschieden starken Dotterreichtum kann also der Unterschied nicht beruhen.

Man könnte aber vielleicht an folgendes denken: Bei *Notodromas* und *Cypris ovum* sind nur wenige Chromosomen im Ei vorhanden, acht bzw. sechs, bei *Cypris reptans* dagegen zwölf (nach Woltereck) und bei *Cypris fuscata* 24. Die Kerne haben bei allen vier Arten annähernd dieselbe Arbeit als Stoffwechselcentra zu leisten; daher ist jedes der acht Chromosomen von *Notodromas* stärker beansprucht als eines der 24 von *Cypris fuscata*. Daher gehen die ersteren in eine Art Ruhestadium über, wo, wie man annimmt, der Stoffwechsel des Kerns am stärksten ist, während die letzteren dieselbe Arbeit in mehr konzentriertem Zustand leisten können. Ich will auf eine Prüfung der Berechtigung dieser Hypothese nicht näher eingehen, da dazu eine Berücksichtigung der Beobachtungen an andern Objekten nötig wäre, was hier zu weit führen würde.

Nur darauf sei noch hingewiesen, daß merkwürdiger Weise in den Eiern der beiden parthenogenetischen Arten die Chromosomen erhalten bleiben, in den der geschlechtlich sich fortpflanzenden — anscheinend wenigstens — nicht. Ich vermag aber keine Beziehung zu erkennen zwischen dem Verhalten der Chromosomen gerade während der Wachstumsperiode und dem Bedürfnis oder Nicht-Bedürfnis der Eizelle befruchtet zu werden.

Zum Schlusse möchte ich noch bemerken, daß, wenn nach meiner Ansicht die Chromosomen während der Wachstumsperiode der Ostracodeneier in Form von Fäden oder Strängen erhaltenbleiben, ich damit nicht behaupten möchte, daß sie im Ruhestadium aller Keimzellen derartig aussehen. Sie mögen dort in irgend einer andern Form individuell weiterbestehen. In somatischen Zellen, den Furchungszellen, bilden sie sich bekanntlich oft zu Bläschen um, die mehr oder weniger deutlich gesondert nebeneinanderliegen, oder miteinander auch vollständig verschmelzen, wobei aber dann die Zahl der Nucleolen einen Hinweis geben kann, daß die Chromatinelemente doch auch hier noch in gewissem Sinne gegeneinander abgegrenzt sein können (vgl. Schleip 08).

Die Vorgänge in den Ostracodeneiern zeigen also nach meiner

Ansicht einwandsfrei, daß die Chromosomen in den heranwachsenden Keimzellen nicht immer sich auflösen oder sonst irgendwie ihre Individualität verlieren; und sie machen es nicht unwahrscheinlich, daß die Chromosomen da, wo sie sich aufzulösen scheinen, doch in einer nicht nachweisbaren Gestalt erhaltenbleiben. Die Theorie der Chromosomenindividualität ist trotz mancher Schwierigkeiten, welche ihr noch entgegenstehen, nicht ernstlich erschüttert.

2. Das Reduktionsproblem.

Die ganze Kompliziertheit des Reduktionsproblems, welche oft unterschätzt wird, hat vor allem Fick (05, 07) in kritischen Aufsätzen beleuchtet. Wie er und Meves (07) ausführten, ist aber auch eine »Idenreduktion« denkbar ohne eine eigentliche Reduktionsteilung, d. h. ohne daß ganze individuell fortbestehende Chromosomen bei einer der Reifungsteilungen sich so auf die Tochterzellen verteilen, daß in den reifen Keimzellen nur noch die halbe Zahl übrigbleibt. Vom Standpunkte der Individualitätstheorie ist aber die »Idenreduktion« nicht anders möglich als in Verbindung mit einer Reduktionsteilung, wenn man nicht zu der ursprünglich von Boveri (90) gemachten Annahme zurückkehren möchte, daß die Zahlenreduktion der Chromosomen dadurch eintritt, daß in den Keimzellen die Hälfte der Chromosomen zugrunde geht. Diese Reduktionsteilung vollzieht sich nach der heutigen Anschauung fast immer mit Hilfe einer Pseudoreduktion, d. h. einer Chromosomenpaarung vor der ersten Reifungsteilung. Während vor einigen Jahren noch die Auffassung vorherrschte, daß bei Tieren und Pflanzen die verschiedensten Formen der Paarung und Zahlenreduktion der Chromosomen vorkommen können, haben sich die meisten Autoren neuerdings in zwei Lagern zusammengefunden. Auf der einen Seite wird angenommen, daß der Konjugations- und Reduktionstypus im ganzen organischen Reich derselbe ist, indem die Chromosomen der Keimzellen sich der Länge nach paarweise aneinanderlegen und bei der ersten Reifungsteilung wieder auseinandergehen, so wie es seit Winiwarter (00) von einer großen Anzahl von Forschern für viele Objekte beschrieben wurde. Auf der andern Seite nimmt man an, daß gerade dieser Reduktionsmodus mindestens nicht bewiesen ist, daß aber die Reduktion nach dem sogenannten Tetradentypus — mit einer Längs- und einer Querteilung der Doppelchromosomen — einwandfrei beobachtet ist. Man muß aber zugeben, daß in beiden Lagern die Deutung der Befunde die Hauptrolle spielt; und eine Klärung der Lage kann nur dadurch

angebahnt werden, daß mehr als bisher unterschieden wird zwischen Beobachtung und Deutung. Das ist um so mehr nötig, als schon die Feststellung der Tatsachen, z. B. der Chromosomenzahlen, oft äußersten Schwierigkeiten begegnet, so daß sogar auf diesem Gebiet erfahrene Beobachter bei ein und demselben Objekte zu ganz verschiedenen Resultaten gelangen (GOLDSCHMIDT 04 und SCHREINER 08).

Was nun die hier mitgeteilten Beobachtungen an den Ostracodeneiern anlangt, so ist zunächst die Frage aufzuwerfen, ob meine Deutung der einen Richtungsteilung im parthenogenetischen und der beiden im befruchtungsbedürftigen Ei als Längsteilung richtig ist. Ich glaube, ja, und die Gründe habe ich oben ausführlich besprochen. Der Hauptgrund ist, wie ich wiederholen will, der, daß eben keine Anzeichen dafür vorhanden sind, daß eine andre als eine gewöhnliche Längsteilung erfolgt. Zu keiner Zeit sind in den befruchtungsbedürftigen Eiern Tetraden zu sehen, und zu keiner Zeit zeigen die Chromatinschleifen früherer Stadien jene Querspalte, die nach den Beobachtungen von GOLDSCHMIDT (07), POPOFF (07) und WASSILIEFF (07) bei ihren Objekten so deutlich zu sehen ist. Allerdings ist es zuweilen überhaupt sehr schwierig, zwischen einer Längs- und einer Querteilung zu unterscheiden; wenn z. B. die Chromosomen vor der ersten Reifungsteilung Doppelkügelchen darstellen und die Einzelkügelchen bei der Bildung des zweiten Richtungskerns sich durchteilen, dann kann man überhaupt nicht von Quer- oder Längsteilung reden. Nur die Beobachtung der »Ringe« bei der zweiten Teilung läßt es angebracht erscheinen, hier doch eine Längsteilung anzunehmen.

Auch bei den Ostracoden findet die Reduktion der Chromosomenzahl in den befruchtungsbedürftigen Eiern und in den Spermatocyten vor den Reifungsteilungen statt; sie muß in der allerersten Periode der Entwicklung dieser Keimzellen eingetreten sein, da die Chromosomen von vornherein in der halben Zahl auftreten. In den parthenogenetischen Eiern fehlt sie. Auf dem Boden der Individualitätstheorie stehend kann auch ich diese Reduktion mir am besten mit der Annahme einer Chromosomenpaarung erklären, so daß die Reduktion in den Spermato- und Ovocyten nur eine Pseudoreduktion ist. Wie diese Paarung aber stattfindet, daß ist bei den Ostracoden unmöglich zu erkennen. Ich will nicht ausführlich wiederholen, daß in den parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern das Chromatin in allen Stadien, insbesondere auch während der Synapsis, sich gleich verhält, nur in der Wachstumsperiode nicht. In letzterer kann

aber die Pseudoreduktion sich nicht vollziehen, da ja die Chromosomen bei *Notodromas* schon vorher in der reduzierten Zahl vorhanden sind. Daher kann die vorausgesetzte Chromosomenkonjugation sich hier nur zu einer sehr frühen Zeit, noch in den allerjüngsten Spermatocyten und Ovocyten, vollziehen. Und ferner, wenn beide Reifungsteilungen Längsteilungen sind — eine andre Auffassung scheint mir ausgeschlossen —, so kann diese vorausgesetzte Chromosomenpaarung sich nur der Länge nach vollzogen haben.

Ich möchte mir also den Reduktionsvorgang bei den geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden folgendermaßen erklären: Ich gehe von der Annahme aus, daß die Längsspalte in den Chromosomen der befruchtungsbedürftigen Eier etwas andres bedeutet als in den der parthenogenetischen Eier und der somatischen Zellen. Das würde allerdings der gerade entgegengesetzten Ansicht von Meves (08) widersprechen. Wie schon früher Flemming (91) angab und auch neuerdings mehrfach (Meves 07, Heidenhain 07) hervorgehoben wurde, sind die Chromosomen in manchen somatischen Zellen von vornherein längsgespalten. Daher wird man annehmen dürfen, daß die Längsspaltung der Chromosomen im Ruhestadium durchgeführt wird. So wird es sich wohl auch in den parthenogenetischen Eiern verhalten, und die Längsteilung in der Richtungsspindel derselben ist daher eine Äquationsteilung, wie in jeder somatischen Zelle. Nun könnte man sich vorstellen, daß die Reifung in den befruchtungsbedürftigen Eiern sowie in den Spermatocyten damit beginnt, daß die Chromosomen sich im Ruhestadium des Kerns nicht teilen; sondern, während sie allmählich erscheinen, machen je zwei Chromosomen vom Ruhestadium an alle Veränderungen nebeneinander durch, so daß sie schließlich als Doppelfaden oder als ein längsgeteilter Faden erscheinen. Von solchen ist natürlich dann nur die halbe Zahl vorhanden. Wird hier die Längsspaltung durchgeführt, so ist die Teilung eine Reduktionsteilung. Allerdings konnte ich in den allerjüngsten Keimzellen nicht mit Sicherheit feststellen, ob längsgespaltene Chromatinfäden vorhanden sind; aber während dieser Zeit könnte ja die Längsspalte durch enges Aneinanderlegen der Längshälften in den parthenogenetischen Eiern oder der Einzelchromosomen in den befruchtungsbedürftigen undeutlich geworden sein, so wie das später, wie oben erwähnt, tatsächlich der Fall ist.

Diese Deutung hat allerdings ganz hypothetischen Charakter, aber ich glaube, daß es die einzige ist, die sich von unserm Standpunkte aus geben läßt. Sie hat den Vorteil, daß sie sich gut ver-

einigen läßt mit jenen Angaben, wonach die Längspaarung der Chromosomen auch in einer späteren Zeit stattfinden kann.

Es mag zum Teil an der Kleinheit der jüngsten Stadien der Keimzellen der Ostracoden liegen, daß ein einigermaßen sicheres Urteil über den Reduktionsvorgang sich nicht erzielen ließ. Zum Teil beruht das aber auch darauf, daß ein Erklärungsversuch, der bei der Betrachtung der befruchtungsbedürftigen Eier allein nicht so unwahrscheinlich ist, durch die Kontrolle, welche die Untersuchung der parthenogenetischen Eier uns in die Hand gibt, von vornherein ausgeschlossen wird.

Freiburg i. Br., den 15. Oktober 1908.

Literaturverzeichnis.

BONNEVIE, K. 1906. Untersuchungen über Keimzellen. Beobachtungen an den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. In: Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. 41.

BOVERI, TH. 1890. Zellenstudien, Heft III. Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jena.

—— 1904. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.

—— 1907. Zellenstudien. Heft VI. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kernes. Jena.

BRAUER, A. 1892. Über das Ei von Branchipus Grubii von der Bildung bis zur Ablage. Abh. Akad. Wiss. Berlin.

—— 1894. Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. In: Arch. mikr. Anat. Bd. 43.

CRAMPTON, H. E. 1899. The ovarian history of the egg of Molgula. In: Journ. of Morph. Bd. 15. Suppl.

FICK, R. 1905. Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. In: His-Waldeyers Arch. 1905. Suppl.

—— 1907. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. In: Ergebn. d. Anat. u. Entw. Bd. 16.

FLEMMING, W. 1891. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. II. Teil. In: Arch. mikr. Anat. Bd. 37.

GOLDSCHMIDT, R. 1902. Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum. In: Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 72.

—— 1905. Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus Lss. In: Zool. Jahrb. Anat. Bd. 21.

—— 1908. Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoelium lanceatum Stil. et Hass. (Distomum lanceolatum.) In: Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.

Grégoire, V. 1908. Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée? In: La cellule. Vol. 25.

Häcker, V. 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. In: Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. 1.

Hertwig, R. 1908. Über neue Probleme der Zellenlehre. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.

Hill, M. D. 1905. Notes on the maturation of the ovum of Alcyonium digitatum. In: Quart. J. microsc. sc. (N. S.) Vol. 49.

Janssens, F. A. 1905. Spermatogénèse dans les Batraciens. III. Evolution des auxocytes mâles du Batracoseps attenuatus. In: La cellule. Bd. 22.

Kühn, A. 1908. Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren Daphnia pulex De Geer und Polyphemus pediculus De Geer. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.

Lérat, P. 1905. Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus. In: La cellule. Vol. 22.

Meves, Fr. 1907. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. In: Arch. mikr. Anat. Bd. 70.

—— 1908. Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen! In: Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.

Moore, J. E. S. 1895. On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs. In: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.) Vol. 38.

Müller, G. W. 1880. Beitrag zur Kenntnis der Fortpflanzung und der Geschlechtsverhältnisse der Ostracoden usw. In: Zeitschr. ges. Naturwiss. Halle. Bd. 53.

—— 1894. Die Ostracoden des Golfes von Neapel. In: Fauna u. Flora. Bd. 21.

—— 1900. Deutschlands Süßwasserostracoden. In: Zoologica.

Oettinger, R. 1908. Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Myriopoden. Samenreife und Samenbildung von Pachyiulus varia Fabr. In: Zool. Anz. Bd. 33.

Overton, J. B. 1905. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen (Histologische Beiträge zur Vererbungsfrage). In: Jahrb. wiss. Bot. Bd. 42.

Paulcke, W. 1900. Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin (Apis mellifica ♀). In: Zool. Jahrb. Anat. Bd. 14.

Popoff, M. 1907. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix usw. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. 70.

Sargant, E. 1896 und 1897. The formation of the sexual nuclei in Lilium martagon. I. Oogonesis. II. Spermatogenesis. In: Ann. of Bot. Vol. 10 und 11.

Schleip, W. 1906. Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Planaria gonocephala Dug. In: Zool. Jahrb. Anat. Bd. 23.

—— 1907. Die Samenreifung bei den Planarien. In: Zool. Jahrb. Anat. Bd. 24.

—— 1908. Die Richtungskörperbildung im Ei von Formica sanguinea. In: Zool. Jahrb. Anat. Bd. 26.

Schockaert, R. 1901 und 1902. L'ovogénèse chez le Thysanozoon Brocchi. 1. et 2. partie. In: La cellule. Vol. 18 und 20.

Schreiner, A. und K. E. 1905. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. In: Arch. Biol. Bd. 21.

SCHREINER, A. und K. E. 1808. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. V. Die Reifung der Geschlechtszellen von Zoogonus mirus Lss. In: Videnskabs-Selsk. Skr. I. Math.-Nat. Kl. 1908. Nr. 8. Christiania.

STEVENS, N. M. 1906. Studies on the germ cells of Aphids. In: Carnegie Jnst. of Washington. Publ. Nr. 51.

STSCHELKANOVZEW, J. P. 1904. Über die Eireifung bei viviparen Aphiden. In: Biol. Centralbl. Bd. 24.

TANNREUTHER, G. W. 1907. History of germ cells and early embryology of certain Aphids. In: Zool. Jahrb. Anat. Bd. 24.

VEJDOVSKY, F. 1907. Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. In: K. Böhm. Ges. Wiss. Prag.

WASSILIEFF, A. 1907. Die Spermatogenese von Blatta germanica. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. 70.

WEISMANN, A. 1880. Parthenogenese bei den Ostracoden. In: Zool. Anz. Bd. 3.

—— 1886. Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern. In: Zool. Anz. Bd. 9.

—— 1904. Vorträge über Deszendenztheorie. 2. Aufl. Jena.

WEISMANN, A. und ISHIKAWA, C. 1888. Über die Bildung der Richtungskörper bei tierischen Eiern. In: Ber. nat. Ges. Freiburg. Bd. 3.

v. WINIWARTER, H. 1900. Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovarie des Mammifères (Lapin et Homme). In: Arch. Biol. Bd. 17.

WOLTERECK, R. 1898. Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies. In: Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 64.

ZENKER, W. 1854. Monographie der Ostracoden. In: WIEGMANNS Arch. f. Naturgesch. Bd. 20.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind mit Hilfe des ABBÉschen Zeichenapparates auf Objekttischhöhe entworfen, und zwar, wenn nicht anders bemerkt, mit ZEISS Apochrom. Immers. 1,5 und Compens.-Oc. 12, Tubuslänge 16 cm.

Tafel XXX.

(*Cypris fuscata.*)

Fig. 1 und 2. Zwei Kerne aus dem Keimlager.

Fig. 3. Präsynaptisches Stadium.

Fig. 4—6. Synapsis.

Fig. 7—13. Erster Teil der Wachstumsperiode, vorwiegend nur Größenzunahme des Kerns. Fig. 17—19: Zellkörper nicht gezeichnet.

Fig. 14—20. Zweiter Teil der Wachstumsperiode, Größenzunahme von Kern und ganzer Zelle. Fig. 17—19: nur Kern gezeichnet.

Fig. 14 und 15. Dotterkern im Zellplasma.

Fig. 16. Beginn der Vacuolisierung des Nucleolus.

Fig. 17. Deutlich längsgespaltene Chromatinstränge. Comp.-Ocular 6.

Fig. 18. Bläschenförmige Gebilde im Kern. Comp.-Ocular 6.

Fig. 19. Zerfall des Nucleolus in Lappen. Comp.-Ocular 6.

Fig. 20. Ei mit innerer und äußerer Zone, mit anliegender Nährzelle, im Ovidukt. Nachbareizellen zum Teil sichtbar. — Apochr. Imm. 3,0 mm. Comp.-Ocular 6.

Fig. 21. Wiederdeutlichwerden der Längsspaltung, Verkürzung der Chromosomen. Nur Kern gezeichnet, Zellkörper nicht gezeichnet, wie in Fig. 22—23. Comp.-Ocul. 6.

Fig. 22. Ausbildung der Chromosomen, Auflösung des Nucleolus. — Comp.-Ocular 6.

Fig. 23. Dasselbe. — Nur zur Hälfte gezeichnet.

Fig. 24—27. Ausbildung der Richtungsspindel.

Fig. 28—30. Richtungsteilung. — Fig. 29 mit Comp.-Ocul. 6.

Fig. 31. Furchungs- und Richtungskern. — Comp.-Ocul. 4,

Fig. 32. Richtungskern in Anaphase.

Tafel XXXI.

(*Cypris fuscata.*)

Fig. 33 und 34. Prophasen von Furchungsteilungen.

Fig. 35. Furchungsspindel am Ende der Metaphase.

Fig. 36—43. Veränderung der Nährzellen

(*Cypris reptans.*)

Fig. 44—46. Wachstumsstadien.

Fig. 47—49. Dasselbe; eine Zelle, welche in drei Schnitte fällt.

Fig. 50. Späteres Wachstumsstadium; auf die Oberfläche des Kerns eingestellt.

Fig. 51 und 52. Querschnitt durch einen Kern der späteren Wachstumsperiode und Oberflächenansicht desselben Kerns. — Comp.-Ocul. 6.

Fig. 53. Ende der Wachstumsperiode. — Comp.-Ocul. 6.

(*Notodromas monacha* — Ovogenese.)

Fig. 54. Äquatorialplatte aus dem Keimlager.

Fig. 55. Präsynaptisches Stadium.

Fig. 56—58. Synapsis.

Fig. 59*a* und *b*. Dasselbe nach dem Leben. — Comp.-Ocular 6.

Fig. 60. Auflösung des Synapsisknäuels.

Fig. 61—66. Erster Teil der Wachstumsperiode; vorwiegend nur Größenzunahme des Kerns.

Fig. 67—72. Zweiter Teil der Wachstumsperiode; Kern und Zellkörper heranwachsend.

Fig. 67 und 68. Radiäre Einstellung und Längsspaltung der Chromosomen.

Tafel XXXII.

(*Notodromas monacha* — Ovogenese)

Fig. 69. Dotterkern, scheinbarer Zerfall der Chromosomen.

Fig. 70. Wiedererscheinen der Chromosomen. Nur Eikern gezeichnet.

Fig. 71. Isolierter Nucleolus; atypische Form.

Fig. 72—74. Herausbildung der Chromosomen, Verkleinerung des Kerns, Ende der Wachstumsperiode. Nur Eikern gezeichnet.

Fig. 75—77. Zerfall des Kerns, Einstellung der Chromosomen in die Äquatorialplatte.

Fig. 78 und 79. Erste Richtungsspindel aus nicht abgelegten Eiern.

Fig. 80—84. Erste Richtungsteilung aus abgelegten Eiern.

Fig. 85. Erster Richtungskern; zweite Richtungsteilung.

Fig. 86. Zweiter Richtungskörper. Erster Richtungskörper in Vorbereitung zur Teilung.

Fig. 87. Die drei sekundären Richtungskörper.

Fig. 88. Erste Furchungsspindel, Centriolen nicht gefärbt.

Fig. 89. Zweite Furchungsspindel; Kern in Prophase.

Fig. 90. Äquatorialplatte einer späteren Furchungsteilung.

Tafel XXXIII.

(*Notodromas monacha* — Spermatogenese.)

Fig. 91. Präsynaptisches Stadium.

Fig. 92. Synapsis.

Fig. 93 und 94. Erster Teil der Wachstumsperiode.

Fig. 95 und 96. Zweiter Teil der Wachstumsperiode; in Fig. 96 Chromosomen nicht mehr nachweisbar.

Fig. 97. Ende der Wachstumsperiode; Chromosomen erscheinen wieder.

(*Cypris ovum* — Ovogenese.)

Fig. 98. Kern im Wachstumsstadium.

Fig. 99. Auflösung des Kerns; Chromosomen wieder deutlich.

Fig. 100. Dasselbe; Chromosomen stark verkürzt.

Fig. 101 und 102. Die zwei verschiedenen Formen der ersten Richtungsspindel; aus nicht abgelegten Eiern.

Oogenetische Studien.

I. Copepoden.

Von

Dr. Theodor Moroff.

(Mitteilung aus der K. K. Zoologischen Station in Triest.)

Hierzu Tafel XXXIV–XXXVI und 11 Textfiguren.

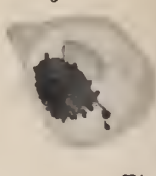
Inhaltsverzeichnis.


Fig. 1.

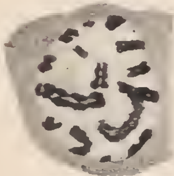

Fig. 2.

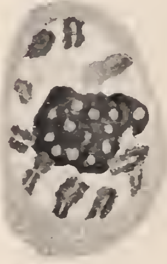

Fig. 3.


Fig. 4.


Fig. 5.


Fi 6.


Fig. 12.


Fig 13.

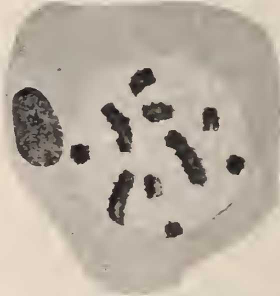

Fig. 14.


Fig. 15.

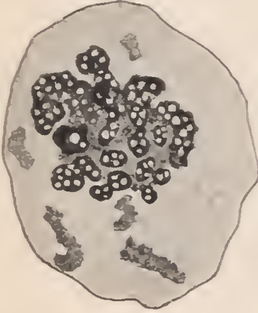
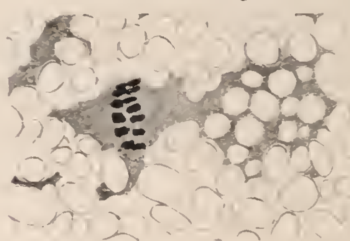
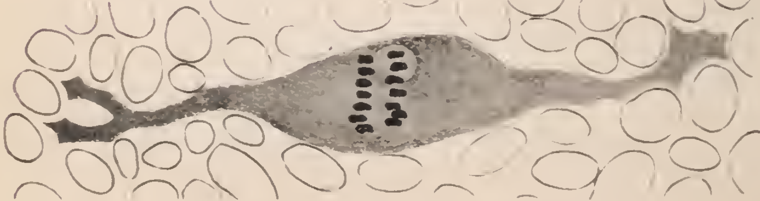

Fig. 19.

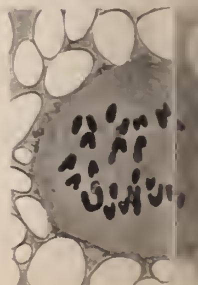

Fig. 20.


Fig. 21.


Fig. 25.


Fig. 26.


Fig. 27.


Fig. 28.

W Schleip gez.

Verlag v. W

Fig. 7.

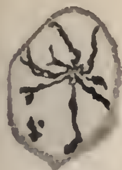


Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 11.

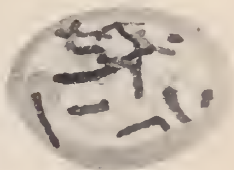


Fig. 16.

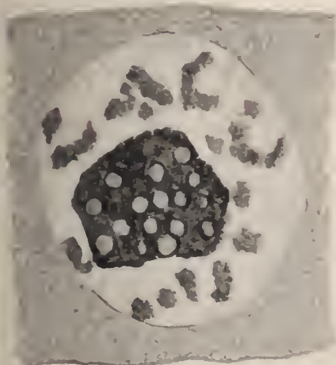


Fig. 17.



Fig. 18.

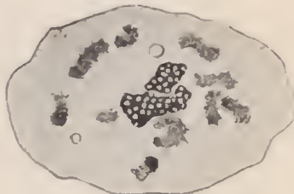


Fig. 24.

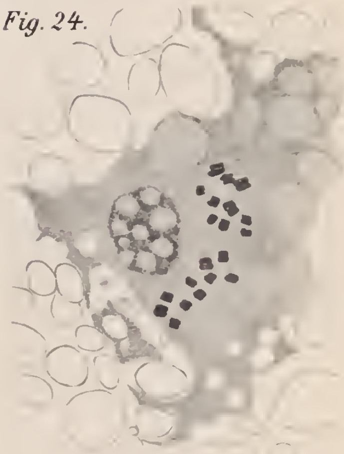


Fig. 22.



Fig. 23.

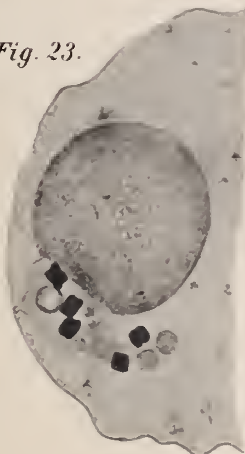


Fig. 31.

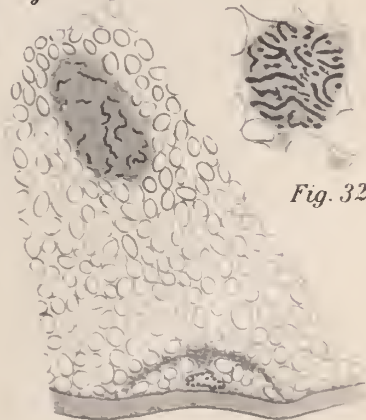


Fig. 29.

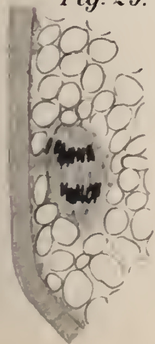


Fig. 30.

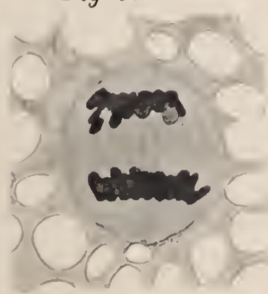




Fig. 32.

...mann. Leipzig

Lichtdruck von C.G. Röder, G.m.b.H. Leipzig

Fig. 33.

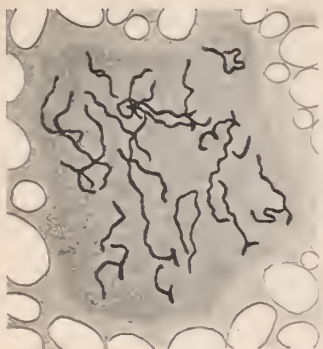
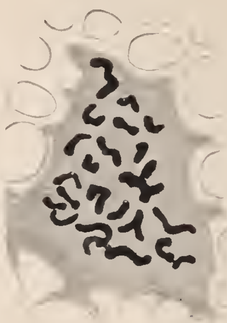


Fig. 34.



Fi



Fig. 39.



Fig. 40.



Fig. 41.



F

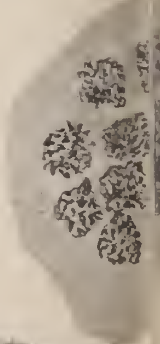


Fig. 46.

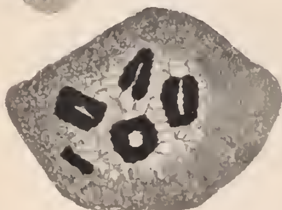


Fig. 47.

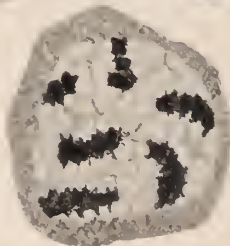


Fig. 48.

Fig. 52.

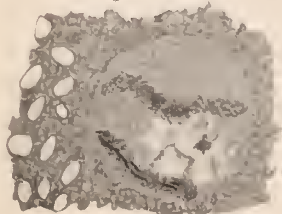


Fig. 53.



Fig. 54.

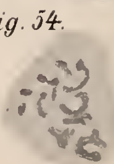


Fig. 55.



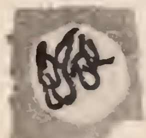


Fig. 61.



Fig. 62.



Fig. 63.



Fig. 64.



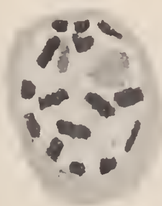


Fig. 36.

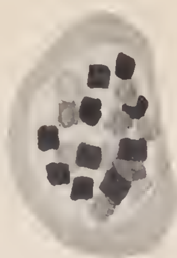


Fig. 37.

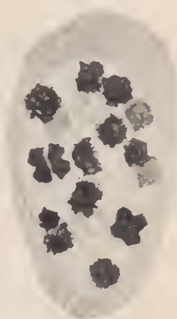


Fig. 38.



Fig. 43.



Fig. 44.

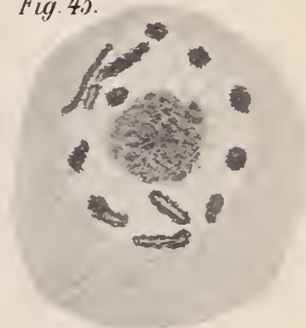


Fig. 45.

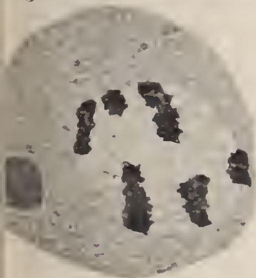


Fig. 49.



Fig. 50.

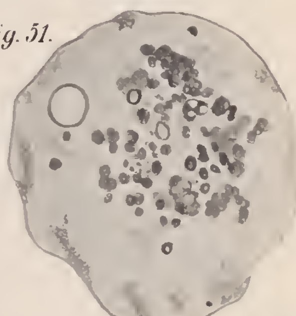


Fig. 51.



Fig. 56.



Fig. 57.



Fig. 58.

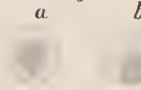


Fig. 59.



Fig. 60.



'55.



Fig. 66.

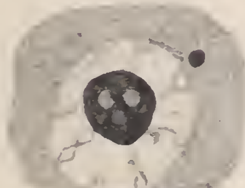


Fig. 67.

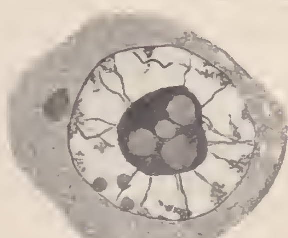


Fig. 68.


Fig. 69.

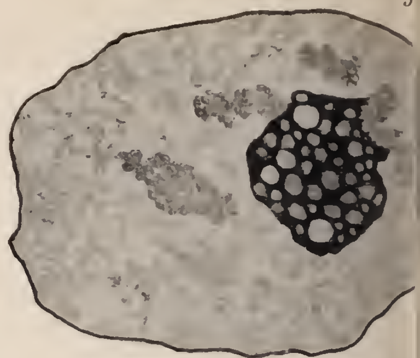
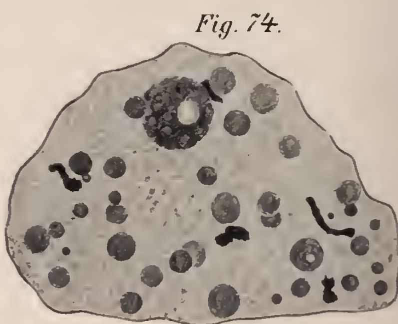

Fig. 70


Fig. 73.


Fig. 74.

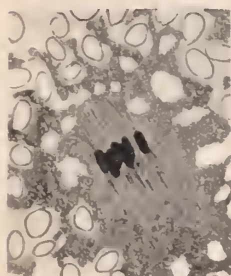

Fig. 78.


Fig. 79.

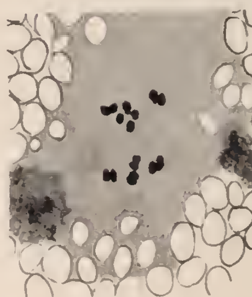
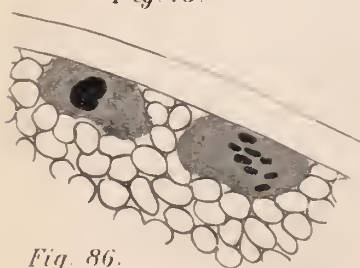
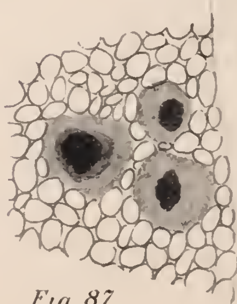
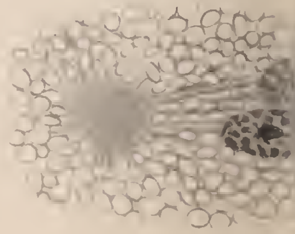

Fig. 80.


Fig. 81.


Fig. 86.


Fig. 87.


Fig. 88

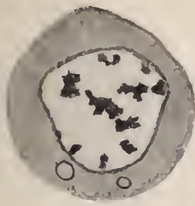
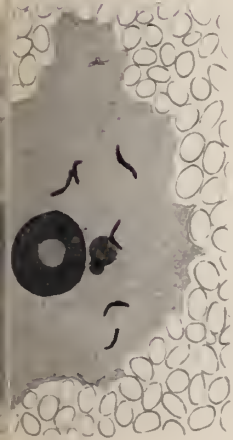

Fig. 71.


Fig. 72.


Fig. 75.

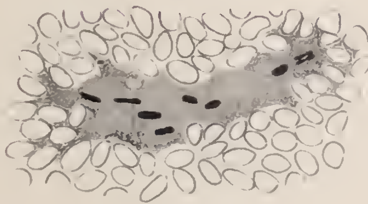
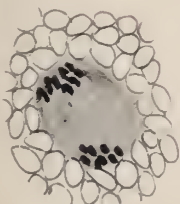
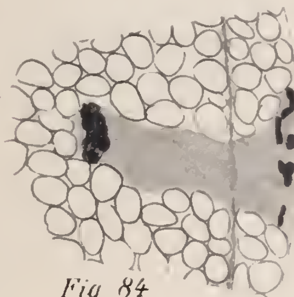
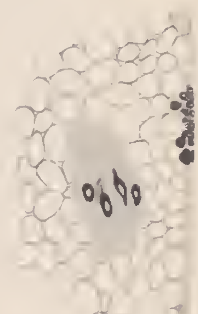

Fig. 76.

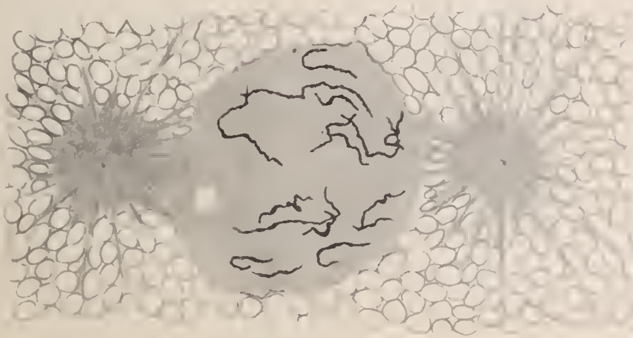

Fig. 77.

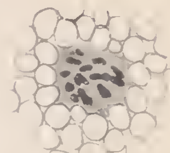

…82.


Fig. 83.


Fig. 84.


Fig. 85.


Fig. 89.

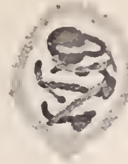

Fig. 90.

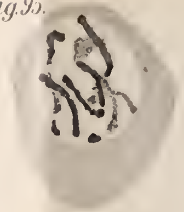
…ronn Leipzig

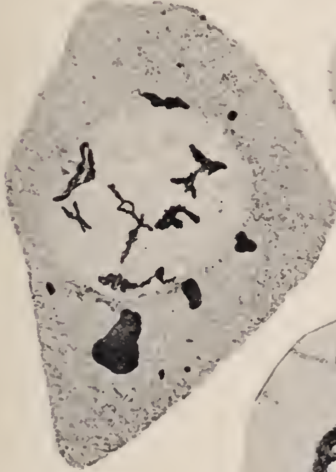

Fig. 91.


Fig. 92.


Fig. 93.


Fig. 94.


Fig. 95.


Fig. 97.

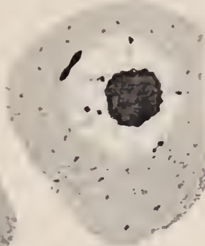
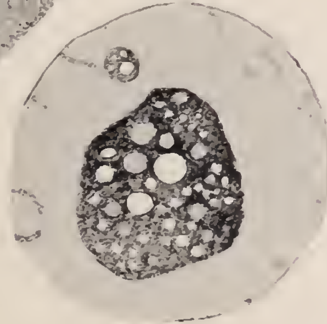

Fig. 96.


Fig. 99.


Fig. 98.

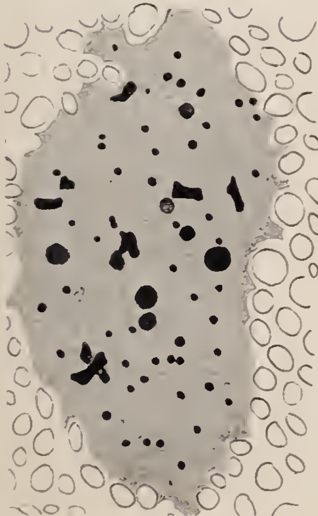

Fig. 100.


Fig. 101.


Fig. 102.

W. Schlew, gez. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig [illegible] Leipzig

I. Einleitung.

Die in den letzten Jahren über die Entwicklung der Geschlechtszellen erschienenen Arbeiten haben durchwegs konstatiert, daß sich während des Ei- und Spermiocytenwachstums am Kerne eine Reihe von Veränderungen abspielen, welche in ihren Hauptzügen in dem gesamten Metazoenreich eine weitgehende Übereinstimmung zu Tage treten lassen.

Speziell während des Eiwachstums entsteht durch die verschiedene Anordnung der färbbaren Kernsubstanz eine Reihe von Bildern, welche mit Winiwarter als deutobroke, leptotäne, synaptäne, pachytäne und diplotäne Kerne bezeichnet werden. Dieses oder jenes Stadium kann allerdings in den einzelnen Tiergruppen ausfallen.

Die Ansichten über die Bedeutung der einzelnen Stadien gehen weit auseinander. Das Synapsisstadium z. B. wird von einer Anzahl von Forschern als dasjenige Moment in der Oogenese aufgefaßt, in welchem die paarweise Verkuppelung der Chromosomen stattfindet; die Anhänger der parallelen Konjugation verlegen hingegen diesen Prozeß in das sogenannte leptotäne bzw. diplotäne Stadium. Die Anhänger der Kernplasmarelation führen dieses Stadium umgekehrt auf einen Versuch einer Kernteilung zurück, welcher jedoch aus uns unbekannten Gründen mißlingt. Wiederum andre Forscher deuten die Synapsis als das Stadium, in welchem durch die Trennung des Idiochromatins vom Trophochromatin die Herausarbeitung der Vererbungssubstanz geschieht. Nicht minder differierend sind die Ansichten auch über die übrigen Kernstadien.

In einer früheren Abhandlung (08) habe ich die Auffassung entwickelt, daß alle Bestandteile der Zelle sowie deren Produkte zum allergrößten Teile ein Umwandlungsprodukt des Chromatins darstellen, dessen Bildungsstätte der Kern selbst ist. Von dieser Anschauung ausgehend, vermutete ich, daß der größte Teil der chromatischen Bilder, welche uns im Kerne während des Wachstum des Eies entgegentreten, in Zusammenhang mit der secretorischen Tätigkeit der Zelle zu bringen sind.

Zur Demonstrierung der Richtigkeit dieser Auffassung galt es bei meinen Untersuchungen solche Formen zu wählen, bei denen während des Eiwachstums neben dem Keimbläschen noch ein andres Gebilde auftritt, welches unstreitig mit der vegetativen Tätigkeit der Zelle im Zusammenhang steht und dadurch einen Teil der Funktion des Keimbläschens übernimmt. Ein solches Organell stellt der Dotter-

kern dar, welcher, wie dies bereits von verschiedenen Seiten hervorgehoben wurde, zweifelsohne mit der Elaboration des Dotters im Zusammenhange steht. Dotterkern und Keimbläschen ergänzen sich, meiner Meinung nach, in ihrer Funktion; beide zusammen leisten das, was das Keimbläschen allein bei Formen leistet, bei denen es zur Bildung eines Dotterkerns nicht kommt. In diesen Fällen findet bis zu einem gewissen Grade die Scheidung von Geschlechts- und Funktionskern statt, wie wir es in der vollendetsten Weise bei den ciliaten Infusorien z. B. bei *Paramaecium* durchgeführt finden.

Wenn meine vorhin erwähnte Voraussetzung richtig wäre, so müßte ein großer Teil der sich am Keimbläschen abspielenden Umlagerungen, sobald es zur Bildung von Dotterkern kommt, ausbleiben.

Es galt vor allem, solche naheverwandte Formen zu suchen, von denen nur ein Teil der Arten einen Dotterkern bilden, bei andern hingegen er nicht zum Vorschein kommt. Durch ein sorgfältiges Studium solcher Tiere hoffte ich die verschiedenen Bilder in dem Keimbläschen des wachsenden Oocyten dem Verständnis näher zu bringen.

Es galt außerdem, auch solche Tiere als Untersuchungsobjekt zu wählen, bei denen die physiologischen Prozesse nicht nur während der Wachstums-, sondern auch in der Vermehrungsperiode des Ovariums mit wünschenswerter Genauigkeit verfolgt werden können. Hat man doch in letzter Zeit allen Geschlechtszellenuntersuchungen den Vorwurf gemacht, daß die sich bei den letzten Vermehrungs- und Wachstumsperioden abspielenden Vorgänge aus ihrem natürlichen Zusammenhange herausgerissen werden und man nur durch eine genaue Beobachtung jeder Einzelheit der letzten Wachstumsmomente eine Aufklärung über die Natur der Geschlechtszellen zu gewinnen sucht; vielmehr müßte man diese Vorgänge in Zusammenhang mit den sich während der ganzen vorhergehenden Vermehrungsperiode abspielenden Lebensprozessen bringen und von hier aus ihr Verständnis anbahnen. Dieser Vorwurf ist, meiner Meinung nach, nicht ganz zutreffend, da es eine ganze Reihe von Abhandlungen gibt, welche auch dieser Periode der Geschlechtszellenentwicklung gerecht zu werden suchen. Durch diese Abhandlungen sind wir in der Tat auch hinreichend genau über die vorausgehende Vermehrungsperiode der Geschlechtszellen unterrichtet.

Zur Lösung dieser Aufgabe haben sich die marinen Copepoden als recht günstig erwiesen. Zu einem allseitigen Verständnis des Keimbläschens stellte ich außerdem Studien auch an andern Tier-

gruppen an. Hier will ich nur über die bei den Copepoden gewonnenen Resultate berichten, in der Hoffnung, daß ich in Kürze auch über die übrigen Untersuchungen Mitteilung werde machen können.

Diese Untersuchungen wurden angefangen und ausgeführt an der K. k. Zoologischen Station in Triest. Ich möchte nicht versäumen, auch an dieser Stelle dem Leiter der Station, Herrn Prof. C. J. Cori, für die Anweisung eines Arbeitsplatzes sowie für die in jeder Hinsicht entgegenkommende und liebenswürdige Unterstützung, welche er mir während meines Aufenthaltes an der Station angedeihen ließ, herzlichst zu danken. Herrn Kollegen, Privatdozent Dr. A. Steuer, danke ich ebenfalls bestens für die liebenswürdige Bestimmung der in Betracht kommenden Copepoden.

II. Material und Untersuchungsmethoden.

Das Material wurde zu verschiedenen Zeiten im Triester Golf gefischt. Die Copepoden wurden aus dem Plankton herausgefangen und in verschiedenen Flüssigkeiten fixiert. Gleichzeitig kam eine größere Anzahl von Arten untereinander vermischt vor; eine Sortierung derselben erwies sich als überflüssig, da die Ovarien der einzelnen Arten weitgehende Unterschiede zeigten und eine Verwechslung ausgeschlossen war. Ich bettete ein und schnitt das Material unsortiert. Da man aber nach Schnitten die einzelnen Arten nicht bestimmen kann, sah ich mich gezwungen, einzelne Exemplare von jeder Art zu schneiden, um die Ovarien identifizieren zu können. Nachher war es eine Leichtigkeit, die einzelnen Arten nach den Ovarien auf Schnitten in den Mischpräparaten zu bestimmen.

Es hat sich herausgestellt, daß die Copepoden nicht zu jeder Zeit zu oogenetischen Studien geeignet sind. Erstens wechselte die Geschlechtstätigkeit in den verschiedenen Zeiten, zweitens variierte beträchtlich das Vorkommen der einzelnen Arten; einmal war eine Art reichlich vertreten, ein andres Mal fehlte sie fast gänzlich. Das zu dieser Studie benutzte Material stammt zum größten Teil aus Fängen, welche in der zweiten Hälfte des Monats Juli gemacht wurden.

Zur Fixierung kamen verschiedene Flüssigkeiten in Anwendung; als beste haben sich Sublimat-Eisessig und das Flemmingsche Gemisch erwiesen; das erstere wurde heiß bei etwa 70° C. angewendet, das zweite — warm im Thermostat bei einer Temperatur von 50°. Zum Färben wurden die verschiedensten Färbemittel angewendet.

Die Copepoden haben sich als äußerst günstig für oogenetische Studien erwiesen, oft konnte man auf einem einzigen Längsschnitt alle nötigen Entwicklungsstadien bekommen. Zur Untersuchung kamen folgende Arten: *Centropages typicus* Kröyer, *Centrop. kröyeri* Giesbr., *Paracalanus parvus* Cls., *Oithona nana* Giesbr., *Euterpe acutifrons* Dana. Ich werde jedoch die Resultate nur von vier Arten im folgenden darstellen.

Die Literatur über die zu behandelnden Fragen ist so groß, daß es unmöglich ist, sie in einer Literaturübersicht zu besprechen; daher werde ich im Texte selbst an geeigneten Stellen die in Betracht kommenden Abhandlungen gebührend zu würdigen suchen.

III. Spezieller Teil.

1. Paracalanus parvus Cls.

A. Vermehrungszone des Ovars.

Sowohl bei dieser als auch bei fast allen andern näher von mir untersuchten Arten erfolgt die Eiablage nicht wie bei den Süßwassercopepoden schubweise, sondern in einer ununterbrochenen Reihenfolge, daher finden wir in einem vollkommen entwickelten Eierstock alle Entwicklungsstadien. Von einer detaillierten Beschreibung des Eierstockes glaube ich Abstand nehmen zu können, da er eine weitgehende Übereinstimmung mit demjenigen der Süßwassercopepoden aufweist. Wie dort so kann man auch hier eine Vermehrungs-, eine Wachstums-, und wenn man will, auch eine Reifungszone unterscheiden; allerdings sind sie hier nicht so scharf voneinander abgegrenzt.

Die ersten Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtszellen der Copepoden rühren von Grobben her (81). Er hat bei *Cetochilus* die frühzeitige Sonderung der Geschlechtszellen festgestellt. Noch in dem Naupliusstadium sondern sie sich als zwei Zellen ab, welche mehr ventralwärts rechts und links vom Darm zu liegen kommen; in der ersten Zeit bleiben sie in Ruhe; erst wenn das Tier dem Ende seiner Metamorphose entgegengeht, fängt ihre Vermehrung an, wobei sie sich dorsalwärts verschieben, bis beide Anlagen den Darm umgreifend sich zu einer gemeinsamen Anlage vereinigen. Häcker hat in mehreren Arbeiten (95, 97, 02) die ganze Entwicklung der Keimbahn verfolgt und konnte bereits bei der ersten Furchungsteilung einen auf eine Scheidung der Keimbahn hindeutenden Unterschied der beiden Blastomeren feststellen. Im Laufe der Embryonalentwicklung tritt eine zunehmende Verlangsamung in der Teilungs-

geschwindigkeit der Zelle ein, welche die Urgeschlechtszellen zu liefern berufen ist. Auch bei den Süßwassercopepoden verweilen die Urgeschlechtszellen, nachdem sie definitiv angelegt worden sind, längere Zeit in Ruhe. Erst kurz vor der Metamorphose fangen sie an, durch Teilung sich zu vermehren.

In meinem Material habe ich die allerjüngsten Stadien der Ovarienanlage nicht finden können. Daher war es mir unmöglich festzustellen, wie die Teilung der ersten Geschlechtszellen vor sich geht. Ich habe jedoch öfters Gelegenheit gehabt, noch ganz junge Anlagen der Geschlechtsdrüse zu Gesicht zu bekommen, in welchen erst die allerersten Anfänge des Eiwachstums zu sehen waren. Es ist kaum anzunehmen, daß die Kernverhältnisse dieser jungen Ovarien sich anders gestalten als in einem ein wenig früheren Stadium; daher werde ich sie bei meinen weiteren Betrachtungen als Ausgangspunkt benutzen.

In der Vermehrungsperiode sind die Kerne sehr dicht aneinander gepreßt und entweder gar nicht oder hie und da durch eine äußerst schmale Plasmapartie voneinander getrennt. Zellgrenzen sind natürlich gar nicht zu konstatieren, und das ganze Gebilde stellt ein Syncytium dar (Fig. 1). Die Kerne sind in vier bis sechs Reihen angeordnet.

Es wäre hier die Frage aufzuwerfen, wie viele Teilungen die ersten Kerne der Vermehrungszone durchmachen, bevor sie in die Wachstumszone übergehen, d. h. bevor sie sich in Oocyten verwandeln. Eine aproximative Angabe, welche den wirklichen Verhältnissen sehr nahesteht, läßt sich, glaube ich, leicht machen. Ich habe die Kerne, welche in der Vermehrungszone vorhanden sind, ausgerechnet; es können in keinem Falle mehr als 120 sein, in Wirklichkeit sind es weit weniger. Da wir zwei Urgeschlechtszellen haben, muß diese Zahl bereits bei der fünften, höchstens mit der sechsten Teilung erreicht werden; vorausgesetzt natürlich, daß sich alle Tochterkerne gleichmäßig teilen. Nach sechs Teilungen differenzieren sich also die ersten Oocyten. Die später entstehenden sind hingegen ein Resultat von viel mehr Teilungen; es hängt von dem Alter des Ovariums ab. Da sich die Kerne in der Vermehrungszone in bezug auf ihre Struktur voneinander nicht unterscheiden und auch sonst kein Unterschied zu konstatieren ist, ist die Annahme sehr wahrscheinlich, daß es dem reinen Zufall überlassen ist, welche Zellen sich früher zu einem Oocyten differenzieren. Diejenigen Tochterkerne, welche bei der Teilung auf die der Spitze des Ovariums abgekehrte Seite

zu liegen kommen, stellen die Vermehrung früher ein, um sich in die Oocyten zu verwandeln. Die Differenzierung hängt also von der Lage der Zelle ab.

Es ist bemerkenswert, daß auch bei den andern näher untersuchten Copepodenarten bereits nach einer verhältnismäßig unbeträchtlichen Anzahl von Teilungen der Urgeschlechtszellen es zur Differenzierung der Oo- bzw. Spermatocyten kommt. Wir können es als eine Tatsache hinnehmen, daß der sogenannten Wachstumsperiode keine ausgedehnte Vermehrungsperiode vorauszugehen braucht.

Jetzt wollen wir die Struktur der Kerne selbst näher ansehen. Sie sind verhältnismäßig arm an Chromatin. Für gewöhnlich ist eine Anzahl von Chromatinkörnchen zu sehen, welche mehr an der Peripherie des Kernes verteilt sind; die meisten derselben senden schwache Fortsätze aus, welche nach allen Richtungen verlaufen und miteinander in Verbindung treten, und rufen auf diese Weise ein weitmaschiges Netzwerk hervor; es dürfte wohl identisch mit dem Lininnetzwerk der übrigen Autoren sein, welches sowohl bei somatischen als auch bei Geschlechtszellen hinlänglich beschrieben wurde. Hinzufügen möchte ich nur, daß nach meinen Beobachtungen dies achromatische Netzwerk umgewandeltes Chromatin darstellen dürfte, welches das Färbungsvermögen mit chromatischen Farbstoffen verloren hat. Es dürfte in der Weise zustande kommen, daß die Chromatinkörnchen in verschiedene Richtungen schwache Fortsätze aussenden, welche sich zuerst gut färben; nachdem sie miteinander in Verbindung getreten sind und ihre Chromaticität verloren haben, kommt das Lininwerk zustande. Die Chromatinkörnchen selbst sind entweder unregelmäßig an der Oberfläche verteilt oder in undeutliche Reihen angeordnet. Zwischen denselben zeichnet sich eines durch seine Größe aus; in den meisten Fällen hat es eine rundliche Gestalt; zweifelsohne stellt es den Nucleolus dar; für gewöhnlich färbt sich letzterer gleichmäßig; von seiner Oberfläche gehen oft chromatische und achromatische Ausläufer aus.

Fast regelmäßig sieht man außerhalb des Kernes einzelne Chromatinkörnchen von einer verhältnismäßig ansehnlichen Größe, welche sicherlich aus dem Kern austreten; man kann nämlich alle Stadien der Auswanderung feststellen. Offenbar fallen diese Körnchen im Plasma einer Auflösung anheim; es handelt sich hier um Chromidien, welche das zur Bildung der verschiedenen Zellbestandteile nötige Chromatin liefern. Erwähnen will ich noch, daß nach

den verschiedenen zur Beobachtung kommenden Bildern zu urteilen, die Chromidienauswanderung ununterbrochen vor sich geht.

Es ist auffallend, daß ich bei allen von mir untersuchten Formen niemals eine Spindel in der Vermehrungszone beobachten konnte; daß aber eine ununterbrochene Vermehrung vor sich gehen muß, geht aus der ganzen Anordnung der Zellen in dem Eierstock hervor, in welchem wir einen allmählichen Übergang von allerjüngsten bis vollkommen erwachsenen Eiern finden. Ich muß daher eine Vermehrung der Kerne auf amitotischem Wege wenigstens als wahrscheinlich annehmen: zu dieser Annahme sehe ich mich aus folgenden Gründen veranlaßt. An der Spitze des Eierstockes sind die Kerne im Vergleich mit den weiter folgenden zwei- bis dreimal größer; offenbar muß eine Teilung stattfinden. Sie weisen oft eine unregelmäßige Gestalt auf; sie sind manchmal biskuitförmig eingeschnürt (Fig. 2), mitunter auch schwach gelappt. Speziell bei *Paracalanus parvus* erschwert der Umstand, daß die Zellgrenzen in der Keimzone nicht zu sehen sind, die Deutung der Bilder; oft ist man darüber im Zweifel, ob wir zwei dicht aneinanderstoßende Kerne vor uns haben oder einen einzigen in Teilung begriffenen. In dieser Hinsicht liegen die Verhältnisse bei *Centropages typicus* viel günstiger; doch darüber erst später.

In der Frage nach der physiologischen Bedeutung der Mitose und der direkten Kernteilung stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Ziegler und von Rath sind der Anschauung, daß alle lebensfähigen Zellen, welche verschiedene Organe zu bilden berufen sind, sich nur auf mitotischem Wege vermehren; die amitotische Teilung bedeutet hingegen das Ende der Teilungen und kann nur in solchen Zellen vorkommen, welche auf dem Wege der Spezialisierung weit vorgeschritten sind, sie kommt außerdem auch in solchen Fällen vor, wo der Zelle ein intensiver Secretions- oder Assimilationsprozeß bevorsteht. Von Rath geht sogar noch weiter und behauptet, daß diejenigen Zellen, welche sich einmal amitotisch geteilt haben, nicht mehr lebensfähig sind und in kürzester Zeit unfehlbar zugrunde gehen. Flemming, Meves, Korschelt sind hingegen der Ansicht, daß sowohl die mitotische als auch die amitotische Kernteilung zur Zellvermehrung in gleicher Weise beitragen. Die verschiedenen Beobachtungen selbst neigen zugunsten der ersten Annahme. Es ist zwar eine ganze Anzahl von Beobachtungen, welche die direkte Teilung in lebensfähigen Zellen — in der Keimbahn — behaupten; bei wiederholten Untersuchungen wurden sie aber immer als unzu-

treffend hingestellt. So hat Preuse (95) bei einer ganzen Reihe von Insekten nur die amitotische Kernteilung in den Geschlechtszellen angegeben. Die späteren Forscher, de Bruine (99) und Gross (01), haben aber jede direkte Teilung für die Zellen, welche sich in Geschlechtszellen umwandeln, mit Entschiedenheit bestritten; sie vermehren sich nur mitotisch, nur hie und da kann ausnahmsweise eine Amitose vorkommen; letztere soll nur für das Follikelepithel reserviert sein. Child (07) hat in mehreren Arbeiten bei verschiedenen Würmern und zuletzt bei *Monezia* eine amitotische Teilung in der Keimbahn beschrieben. Er gibt an, daß sich die Kerne zuerst nur auf direktem Wege teilen, und erst am Ende der Vermehrungsperiode teilen sie sich noch ein- oder zweimal mitotisch. Die Richtigkeit dieser Angabe wurde aber von Boveri (07) und seinen Schülern stark angezweifelt. Für die Knorpelzellen gibt Nowikoff (08) an, daß die Kernvermehrung sich zuerst auf mitotischem Wege abspielt; nach und nach wird sie aber amitotisch. Auffallender Weise sind es aber nicht die mittleren Knorpelzellen, welche zuerst zur Amitose übergehen, sondern die in den Knorpel neu hinzutretenden oberflächlicheren Zellen. Wenn die Amitose auf eine Senilität hindeuten würde, so sollten gerade die zuerst erwähnten als erste zu dieser Teilungsweise übergehen. Es scheint, daß die Ansicht Zieglers und von Raths zu extrem gefaßt wurde und den wirklichen Verhältnissen nicht vollkommen entspricht.

Man hat auf botanischer Seite durch Einwirkung von Chemikalien und Kälte die Zellen in der Weise beeinflussen können, daß sie sich nun auf amitotischem Wege teilten, sobald sie aber in normale Bedingungen gebracht werden, kehrt die Mitose wieder. Man soll ferner nicht vergessen, daß bei vielen Protisten die Kernvermehrung sich zuerst auf direktem Wege vollzieht und erst die letzten zwei Teilungen vor der Gametenbildung mitotisch sind. Wir müssen ferner bei den Einzelligen in vielen Fällen sehr weitgehende Konzessionen machen, um die betreffende Teilung noch mitotisch nennen zu können. Die Frage hat eine prinzipielle Bedeutung nur, wenn man sie von der alten Fassung der Individualitätslehre der Chromosomen aus betrachtet, der zufolge bei der Kernteilung es auf eine möglichst genaue Halbierung der chromatischen Substanz ankommt.

Ich neige mehr zu der Ansicht, daß alle zwei Kernteilungsmodi zur Zellvermehrung beitragen können. Es gibt Zellen, die sich viele Generationen nur auf direkte Weise vermehren, so besonders bei den

marinen Copepoden, diejenigen Mesodermzellen, deren Kerne sich später zu Muskeln umwandeln.

So möchte ich für eine direkte Kernvermehrung in der Keimzone der von mir untersuchten Copepodenarten eintreten oder sie wenigstens für wahrscheinlich halten, obwohl HÄCKER und LERAT bei den Süßwassercopepoden eine Mitose beschreiben. Für die Cyprididae hat WOLTERECK ebenfalls die mitotische Teilung angegeben; ob sich aber diese Teilung nicht erst am Ende der Vermehrungsperiode einstellt und zuerst die Amitose obwaltete, ist eine Frage, die noch zu entscheiden ist. Ich habe leider versäumt, Material in der Nacht zu fixieren, um zu sehen, ob nicht die Vermehrung der Kerne in den Nachtstunden vor sich geht, bei der auch eine Mitose zu konstatieren wäre.

B. Erste Stadien der Wachstumsperiode.

Die Grenze zwischen Keim- und Wachstumszone wird teilweise dadurch hervorgerufen, daß die Kerne der letzteren im Anfang bedeutend kleiner an Umfang sind. Im übrigen ist ihre Struktur ähnlich wie in der vorhergehenden Zone. Bald dehnen sich die Chromatinkörnchen etwas in die Länge (Fig. 3) und vereinigen sich miteinander, wodurch ein verhältnismäßig dünner Faden zustande kommt, welcher nach allen Richtungen verläuft und einen lockeren Knäuel hervorruft (Fig. 4). Dieses Stadium wird nicht ganz korrekt oft als Synapsis bezeichnet; ich muß aber hervorheben, daß die Synapsis im Sinne MOORES hier nicht zur Ausbildung kommt. Nur hier und da, wenn die Fixierung nicht vollkommen gelungen war, sah man das Spirem an einem Kernpole stärker zusammengeballt. Bei einer gelungenen Fixierung verläuft der Chromatinfaden gleichmäßig im ganzen Kern, wobei er sich immer dicht unter der Kernoberfläche befindet (Fig. 5, 6). MEVES (07) gibt für die Honigbiene an, daß die Synapsis in der Spermatogenese nicht existiert, dasselbe ist nach den Untersuchungen von DUESBERG (08) für die Ratte zu bemerken.

Mit Sicherheit konnte kein heller Streifen am Faden konstatiert werden, welcher auf eine Längsspaltung desselben hindeuten würde. Wohl sah man hier und da einen hellen Strich, derselbe war aber so schwach angedeutet, daß ich nicht wage zu entscheiden, ob er in Wirklichkeit existiert oder durch eine Voreingenommenheit hineingedeutet wurde. In dem geschlungenen Chromatinfaden sieht man in den meisten Fällen ein größeres Chromatinkörnchen, welches wohl den Nucleolus darstellt. Allerdings waren nicht selten auch solche Kerne zu sehen, wo er nicht aufzufinden war.

Hervorheben will ich noch, daß im Spiremstadium außerhalb des Kerns keine Chromidien mehr zu sehen waren. Offenbar haben sie sich vor der Spirembildung aufgelöst und in andre Zellbestandteile umgewandelt.

Die nächsten Veränderungen im Kern spielen sich am Chromatinfaden ab; an einzelnen Stellen erfährt er merkliche Verdickungen; es scheint, daß er zuerst in seinen übrigen Teilen die frühere Stärke behält (Fig. 7). Bald darauf wird er aber zwischen den Verdickungen bedeutend dünner, wobei er gleichzeitig an diesen Stellen bedeutend an Färbbarkeit verliert (Fig. 8, 9). Man gewinnt den Eindruck, wie wenn ein Teil des Chromatins von diesen Stellen zu den Verdickungen hinfließe, wodurch letztere verstärkt werden. Man sieht nämlich oft Stadien, in welchen die im Anfang eine stäbchenförmige Gestalt aufweisenden Verdickungen durch ganz schwache Chromatinausläufer von ihren Enden miteinander in Verbindung stehen und so das frühere Spirem zu erkennen geben (Fig. 9). Bei den weiteren Veränderungen bekommen diese chromatischen Anschwellungen eine drei-, viereckige bis sternförmige Gestalt; außerdem senden sie nach verschiedenen Richtungen stärkere und schwächere Fortsätze aus, durch welche sie mit einander in Verbindung zu stehen kommen. Dadurch entsteht wieder ein Kern, welcher ziemlich dieselbe Struktur aufweist, welche wir vor der Bildung des Spirems in dem Kern konstatiert haben. Allerdings sind die Chromatinkörnchen jetzt bedeutend größer (Fig. 10).

Wie weiter oben erwähnt wurde, verläuft das Spirem dicht unter der Kernoberfläche; dieselbe Lage behalten zuerst auch die durch seinen Zerfall entstandenen Chromatinbrocken. Bald darauf schmiegen sie sich viel dichter an die Kernoberfläche, indem sie sich auch teilweise durch dieselbe hindurchpressen; sie bilden jetzt sozusagen selbst die Zellgrenze; mit ihrem äußeren Teil liegen sie im Plasma, mit ihrer inneren Seite liegen sie noch in dem Kerne (Fig. 11, *a*—*b*). Bald darauf treten sie jedoch vollkommen aus dem Kern heraus und kommen dicht auf seine Oberfläche zu liegen. Im Anfang bewahren sie dieselbe Anordnung, die sie auch innerhalb des Kerns besaßen; jetzt sind sie nur bedeutend kräftiger und chromatinreicher. Auf einem Oberflächenschnitt des Kerns sieht man diese Chromatinkörper entweder unregelmäßig verteilt oder zu mehreren miteinander vereinigt und auf diese Weise chromosomenähnliche Gebilde hervorrufend (Fig. 12 *a*—*b*). Durch kürzere und längere Chromatinfortsätze, welche sie nach allen Seiten aussenden, weisen sie eine unregel-

mäßige Oberfläche auf; an vielen Stellen anastomosieren sie miteinander und schließen so einem Korbe ähnlich aussehend den Kern ein (Fig. 12 *a*); bei einer tieferen Einstellung, d. h. in einem Querschnitt durch die Mitte des Kerns, sieht man die Chromatinbrocken kranzförmig um den Kern angeordnet (Fig. 12 *b*). Alle diese Körnchen weisen der Länge nach einen hellen Strich auf, welcher als eine Längsspaltung zu deuten ist und als Beweis angesehen werden konnte, daß auch das Spirem längsgespalten war; denn ihre Entstehung haben sie ihm zu verdanken. Nach dem weiteren Verhalten dieser Gebilde haben wir es ohne jeden Zweifel mit den Elementen des Dotterkerns zu tun und ich werde sie in meinen weiteren Ausführungen mit diesem Ausdruck bezeichnen.

Aus der vorhergehenden Darstellung war klar zu ersehen, daß der Dotterkern von dem Kern selbst und zwar vom Spirem geliefert wird. Leider war es mir unmöglich, mit Sicherheit zu konstatieren, ob der gesamte Chromatinfaden aus dem Kerne auswandert, oder ob ein Teil von ihm im Kerne liegenbleibt. Zwar ist nach seinem Austritt etwas Chromatin gleichmäßig im Kerne vorhanden; dasselbe könnte aber dem Nucleolus seine Entstehung verdanken. Ich bin geneigt, anzunehmen, daß einzelne Teile des Spirems im Kerne übrigbleiben, welche sich während des ganzen Eiwachstums erhalten und die Chromosomen der ersten Richtungsspindel liefern.

In den vorhin beschriebenen Stadien soll sich nach einer Anzahl Forscher bei vielen Tieren, ja sogar auch bei den Süßwassercopepoden, die Konjugation der Chromosomen abspielen, indem sich zuerst zwei ganz dünne Fäden aufsuchen und aneinanderlegen. Nach andern Forschern soll hingegen der Spiremfaden in halb so viele Schleifen zerfallen, als Chromosomen vorhanden sind. Die daraus resultierenden Segmente sollen den Wert von doppelten Chromosomen haben. Wiederum andre Beobachter verneinen vollkommen das Vorkommen der vorhin angedeuteten Erscheinungen. Meine Beobachtungen sprechen zugunsten von keiner der beiden ersten Annahmen.

Mehr oder minder positive Beobachtungen über die Entstehung des Dotterkerns bei den übrigen Tieren stammen auch von früheren Forschern her. So nimmt nach Van Bambeke (98) der Dotterkern von *Pholcus* ebenfalls seine Entstehung aus dem Nucleus. Bereits in den ganz jungen Oocyten findet er ihn vor als ein kleines Stäbchen, umgeben von einer hellen Vacuole, welche mit dem Innern des Kerns im Zusammenhang steht. Allerdings hat er keine nähere Angabe machen können, aus welchem Teile des Kerns er seinen Ursprung

nehmen könnte; NEMEC (97) nimmt ebenfalls an, daß der Dotterkern bei *Polyzonium* aus dem Kerne auswandert. VAN DER STRICHT (05) hat in bezug auf die Entstehung des Dotterkerns keine ganz positiven Angaben machen können; bei der Fledermaus findet er ihn bereits in den jüngsten Stadien des Eiwachstums als ein kleines an die Kernmembran angeschmiegtes Körnchen vor. Nicht viel glücklicher war er in seinen Beobachtungen, die Entstehung dieses Gebildes im Ovar der Frau festzustellen. Hingegen hat BALBIANI (93) feststellen können, daß der Dotterkern sowohl bei *Geophilus* als auch bei *Tegenaria* durch eine Art Knospung aus dem Keimbläschen entsteht. Allerdings hat früher SCHÜTZ (82) behauptet, daß bei dem letzterwähnten Tier der Dotterkern erst in einem vorgeschrittenen Stadium durch Vereinigung von einigen aus dem Plasma entstandenen Körnchen zustande kommt. HENNEGUY (87, 93) hat die Entstehung des Dotterkerns bei den Säugetieren studiert, konnte aber sein erstes Erscheinen auch nicht verfolgen. Auf Grund der Beobachtungen von BALBIANI und LÖWENTHAL nimmt er jedoch an, daß er dem Kerne seine Entstehung verdankt. Die meisten der übrigen Autoren, die sich speziell oder gelegentlich mit der Natur des Dotterkerns befaßt haben, bringen seine Entstehung mit dem Kern in Zusammenhang, indem sie annehmen, daß er durch Verdichtung von aus dem Kerne herausgetretenen Materialien gebildet wird (Ostracoden, WOLTERECK 98, *Molgula*, CRAMPTON 99, *Zoogonus*, GOLDSCHMIDT 05 usw.).

Andrerseits haben HOLANDER bei Araneen, bei der Frau und bei verschiedenen Vögeln und MUNSON bei *Limulus* die Entstehung des Dotterkerns aus dem Centrosom verfolgt; letzteres wandelt sich nach der letzten Oogonienteilung direkt in das fragliche Gebilde um, indem es entsprechend an Größe zunimmt.

In neuester Zeit führt VEJDOVSKÝ (07) die Entstehung des sogenannten Dotterkerns bei *Enchytraeus* und *Fridericia* auf Umwandlung seines »strahligen Centroplasma« zurück. Bei diesen Würmern hat er die verschiedenen Umwandlungen der erwähnten Strahlungen genauer verfolgen können. Unter stetiger Veränderung ihrer Form nehmen sie oft eine Gestalt an, welche auf das äußerste an die bei verschiedenen Tieren beschriebenen Dotterkerne erinnert; daher meint er, daß auch diese Gebilde Derivate des »strahligen Centroplasma« sind, und bestreitet auf das entschiedenste ihre Genese aus dem Kerne.

Während sich der Zerfall des Spirems abspielt und während der Übertritt desselben ins Plasma erfolgt, erfährt der übrige Kern

keine nennenswerten Veränderungen; er nimmt nur ein wenig an Größe zu; der Nucleolus wächst ebenfalls etwas an Größe, indem er gleichzeitig eine Anzahl von Vacuolen in seinem Inneren bekommt; durch die Chromatinfarbstoffe tingiert er sich gleichmäßig.

Das Plasma des jungen Oocyten selbst weist eine zarte wabige Struktur auf; im Anfang präsentiert es sich als eine äußerst dünne Schicht um den Kern herum. Rasch fängt es jedoch zu wachsen an, indem es durch Ablagerung von Chromatinkörnern und andre Plasmaeinschlüsse eine immer mehr körnige Struktur bekommt.

Bei der weiteren Darstellung der Veränderungen, welche sich am wachsenden Oocyten abspielen, wollen wir zuerst das Schicksal des Dotterkerns verfolgen.

C. Der Dotterkern und seine Funktion.

Durch die vielen Veränderungen, welche sich während des Eiwachstums am Dotterkern abspielen, nimmt er am meisten unser Interesse in Anspruch. Nachdem seine Elemente aus dem Kern ausgetreten sind, zeigen sie eine Tendenz, sich zu chromosomenähnlichen Gebilden miteinander zu vereinigen, welche in verschiedene Richtungen verlaufen und zuerst sich dicht an die Kernoberfläche anschmiegen. In den meisten Fällen findet keine vollkommene Verschmelzung der chromatischen Körper statt. Gewöhnlich kommen zuerst zwei, selten drei oder vier Körperchen mit ihren Enden miteinander in Berührung; offenbar verschmelzen sie teilweise auch an den Berührungsstellen; infolge der unvollständigen Verschmelzung ist immer eine tiefe Einschnürung zwischen denselben zu sehen. Bei Vereinigung von zwei Körnchen entstehen einer 8 ähnliche Gebilde (Fig. 13); bei Aneinanderreihung mehrerer Chromatinbrocken ergeben sich rosenkranzförmige Bilder (Fig. 14). Da schwache chromatische Fortsätze überall von der Oberfläche der Chromatinschleifen entspringen, weisen sie eine rauhe bis gezackte Oberfläche auf. Manchmal, besonders in den Anfangsstadien, kommen sie nicht zur Ausbildung, daher bleibt die Oberfläche der letzteren glatt, wie dies aus Fig. 13 zu ersehen ist.

Nach und nach vereinigen sich die verschiedenen Chromatinbändchen in einer einzigen Schleife, welche sich wie eine Boa um den Kern herumschlingt (Fig. 15, 16). Durch die mehr oder minder tiefen Einschnürungen, welche überall zu sehen sind, kann man leicht die einzelnen Komponenten derselben erkennen. Eine Längsspaltung ist zu dieser Zeit an den Schleifen zu konstatieren, welche sich

durch einen deutlich wahrnehmbaren hellen Strich kundgibt. Oft zerfällt der ganze Streifen in zwei große Stücke, welche sich dicht an die Kernoberfläche anschmiegend senkrecht zu einander verlaufen und ein Kreuz bilden.

Sowohl in den jüngeren als auch in den späteren Stadien besteht der Dotterkern aus einzelnen an Größe etwas variierenden Chromatinkörnchen, welche in einer sich gleichmäßig und schwach färbenden Grundsubstanz (Plastin) eingebettet sind. Nicht selten bestehen die einzelnen Segmente des Dotterkerns aus vier Körnchen, welche an die so oft beschriebenen Vierergruppen auf das lebhafteste erinnern (Fig. 17), und dürften in vielen Fällen auf denselben physiologischen Zustand des Kerns bzw. des Chromatins hindeuten.

Aus dem Vergleich der einzelnen Bilder ist ohne weiteres zu ersehen, daß ein bedeutendes Wachstum des Dotterkerns stattfindet, welches in Proportion mit dem Wachstum des gesamten Eies steht, so daß er erst in einem dem Wachstumsende entgegengehenden Oocyten seine größte Entfaltung erlangt.

Daß der Dotterkern aus Chromatin besteht, dafür sprechen 1. seine Provenienz aus dem Kern bzw. dem Spirem und 2. sein Verhalten gegen Chromatinfarbstoffe.

Bereits die ersten Forscher, die sich mit dem Studium des Dotterkerns befaßt haben, äußerten die Ansicht, daß er mit der Bildung des Dotters in Zusammenhang steht; einige haben sogar behauptet, daß seine Substanz sich direkt in den Dotter umwandelt. Das Verhalten des Dotterkerns bei *Paracalanus* ermöglicht uns, eine bestimmtere Fassung dieser Äußerung zu geben: Nämlich, daß der Dotterkern mit der Produktion der für die Bildung des Dotters nötigen Substanz betraut ist. Er hat also wenigstens bei *Paracalanus* dieselbe Aufgabe zu erfüllen, wie der Kern selbst in Eiern, in denen es zu einer Ausscheidung eines ähnlichen Gebildes nicht kommt. Er ist also mit der Bildung von Chromatin betraut, welches zur Dotterbildung nötig ist; physiologisch ist er also selbst ein Kern, homolog dem Makronucleus der Infusorien.

Schon bei seinem ersten Auftreten fängt er an, Chromatinkörnchen von sich abzuschnüren; letztere zerstreuen sich im Plasma und verschwinden; zweifelsohne wandeln sie sich vorerst in die verschiedenen Plasmabestandteile um. Mit dem Wachstum des Eies verstärkt sich die secretorische Tätigkeit der Zelle, dementsprechend wächst auch der Dotterkern. Seine lebhafte Tätigkeit kann man

aus der Chromatinmenge ersehen, welche während seines Wachstums aus ihm heraustritt. Von seiner ganzen Oberfläche entspringen die früher erwähnten Chromatinauswüchse, welche nichts andres darstellen als in Ablösung begriffene Chromatinpartikeln; oft schnüren sich ganze Stücke von Schleifen ab, welche sich bald nachher im Plasma auflösen, indem sie in kleine Chromatinkörnchen zerfallen. Trotz dieser starken Chromatinabgabe nimmt der Dotterkern, ähnlich wie ein gewöhnlicher Kern, sehr stark an Größe zu.

Sowie aber das Eiwachstum seinem Ende entgegengeht, hat der Dotterkern die Grenze seiner Entfaltung überschritten. Es stellt sich nun eine Rückbildung desselben ein. Er zerfällt in einzelne Segmente, welche sich überall im Plasma verteilen. Einzelne von ihnen zerfallen unmittelbar darauf, wodurch kleine Haufen von Chromatinkörnchen entstehen, andre geben langsam ihr Chromatin ab, wobei sie längere Zeit die Gestalt des großen Dotterkerns bewahren (Fig. 18). Schließlich lösen sie sich vollkommen auf; ihr Chromatin fließt in Form von kleinen Stäbchen auseinander, welche sich bald vollkommen auflösen. Fig. 19 stellt ein Ei dar, in dem die letzten Überreste des sich auflösenden Dotterkerns zu sehen sind.

Der hier beschriebene Dotterkern weicht in bezug auf seine Struktur und Gestalt sehr von den mit demselben Namen bezeichneten Gebilden ab, welche im Laufe der Zeit bei andren Tieren beschrieben wurden. Nur bei *Pholcus* scheint er nach den Untersuchungen von Van Bambeke (98) eine ebenso stattliche Entfaltung zu erlangen wie bei *Paracalanus*. Bei diesem Tiere tritt er zum größten Teil in der Gestalt eines den Kern umgreifenden Halbmondes auf, welcher in der Zeit seiner größten Entfaltung sogar einen fast geschlossenen Ring bilden kann. Allerdings ist er nicht im Stande, seine Form so leicht zu verändern; seine Oberfläche ist in der Regel glatt. Durch die vielen Vacuolen, welche in ihm auftreten, bekommt der Dotterkern bei *Pholcus* eine Struktur, welche ihm eine außerordentliche Ähnlichkeit mit den Nucleolen und dem Makronucleus mancher Protozoen verleiht. Eine bedeutende Dimension erlangt der Dotterkern nach Nemeč (97) auch bei Diplopodeneiern. Bei keinem andren Tiere mehr ist ein Dotterkern von einer so großen Dimension beschrieben.

Die aus andren Tieren bekannten Dotterkerne weisen eine bedeutend abweichendere Gestalt auf, es gibt Dotterkerne, welche durch eine starke Verdichtung von als Pseudochromosomen bezeichneten, aus dem Kerne heraustretenden Chromatinstäbchen zu Stande kommen (Säugetiere *Paludina* usw.). Wiederum andre Dotterkerne weisen

eine sphärische Form auf, deren Struktur eine konzentrische Schichtung aufweist. In ihrer Mitte befindet sich gewöhnlich ein centrioläbnliches Gebilde (*Tegenaria*, Meerschweinchen usw.). Über die Entstehung dieser Gebilde gehen allerdings die Meinungen auseinander. Einige Forscher sind der Ansicht, daß die sogenannten Pseudochromosomen oder Chromidien aus dem Kerne herauswandern, andre leiten sie hingegen aus der Sphäre (Centrosom, Idiozom usw.) ab. Vejdovský leitet sie nur von dem sogenannten »strahligen Centroplasma« ab und streitet den ähnlichen Gebilden jegliche Genese aus dem Kerne ab. Sollte Vejdovský bei seinen Umdeutungen sogar in allen Fällen recht behalten, so haben wir es hier trotzdem mit Erscheinungen zu tun, die alle demselben Prinzip unterliegen.

Es ist nämlich das Wahrscheinlichste, daß sowohl bei den von Vejdovský untersuchten Objekten als auch in allen andern Fällen das Centriol aus dem Kerne entsteht: dafür spricht seine Lage; es befindet sich wenigstens im Anfang dicht an die Kernmembran gepreßt; bei *Pholcus* entsteht der im Anfang centriolenähnliche Dotterkern ganz sicher aus dem Kerne. Offenbar übernimmt das Centriol überall die Rolle eines Dotterkerns. Das von ihm produzierte Chromatin nimmt einmal die Form und Anordnung des strahligen Centroplasmas Vejdovskýs, ein andermal die konzentrische Schichtung eines Idiozoms bzw. Sphäre usw. an. Daß diese Gebilde später eine verschiedene Form annehmen können, stößt nicht im geringsten das Prinzip um. Hier trägt das Centriol zur Bildung der Stoffe bei, welche sich in Dotter umwandeln. Es braucht nicht der Fall zu sein, daß sie gleich bei ihrem Zerfall sich in die definitive Substanz umwandeln müssen. Wollten wir sie der Degeneration weihen und ihnen hierdurch jede physiologische Bedeutung absprechen, so wäre ihre üppige Entfaltung, die sie während ihrer Existenz annehmen, unverständlich.

Von einem recht abweichenden Aussehen und auch bezüglich der Struktur sind die Chloroblasten der Pflanzen, welche als homolog dem Dotterkern bzw. dem Makronucleus der tierischen Zelle zu betrachten sind. Sie nehmen ihre Entstehung ebenfalls aus dem Kerne[1]).

[1]) Durch theoretische Überlegungen bin ich schon seit längerer Zeit zu dieser Schlußfolgerung gekommen. In meiner *Aggregata*-Arbeit habe ich jedoch die pflanzliche Zelle außerhalb des Kreises meiner Betrachtungen gelassen, da ich bei mündlichen Besprechungen auf eine sehr große Opposition von der Seite der Botaniker stieß. Nun hat mein Freund Herr Dr. Josef Schiller auf meine Anregung hin die Entstehung der Chromatophoren bei Pflanzen verfolgt. Nach

D. Verhalten des Keimbläschens.

Nachdem der Dotterkern nach dem Spiremstadium ausgeschieden ist, verhält sich das Keimbläschen auffallend einförmig. Im Anfang zeigt es eine feinwabige Struktur, welche durch eine diffuse Verteilung einer unbeträchtlichen Menge von Chromatin teilweise verdeckt ist (Fig. 12 *b*, 13). Während des Eiwachstums nimmt der Kern äußerst langsam an Größe zu, so daß er im Verhältnis zu dem übrigen Plasma klein zu nennen ist. Das Keimbläschen ist immer durch eine sich stark mit Chromatinfarbstoffen färbende Membran umgrenzt. Möglicherweise stellt letztere nur eine stärkere Chromatinansammlung an der Kernoberfläche dar (Fig. 10—18).

Der Nucleolus ist von einer annähernd rundlichen Gestalt und nimmt eine etwas exzentrische Lage ein. Offenbar liefert er einen Teil des für die Bildung des Dotters nötigen Chromatins, da er während des Eiwachstums eine Reihe morphologischer Veränderungen eingeht, welche auf einen Tätigkeitszustand hindeuten; es differenzieren sich an ihm zwei Partien, eine äußere und eine innere, von denen sich die erstere bedeutend schwächer mit Chromatinfarbstoffen färbt. Von seiner Oberfläche entspringen oft dickere und dünnere Auswüchse (Fig. 16); letztere lösen sich als kleine Nucleolen ab und zerfallen in kleine Körnchen. Manchmal zerfällt der ganze Nucleus in zwei oder mehrere gleiche oder etwas an Größe variierende Tochternucleolen. Ein Teil des aus dem Nucleolus heraustretenden Chromatins verteilt sich im Kerne und verursacht sein Wachstum, der übrige Teil wandert gleich ins Plasma über, was man aus den kleinen Körnchen schließen kann, welche um den Kern herum zerstreut sind oder an der Kernmembran haften (Fig. 16).

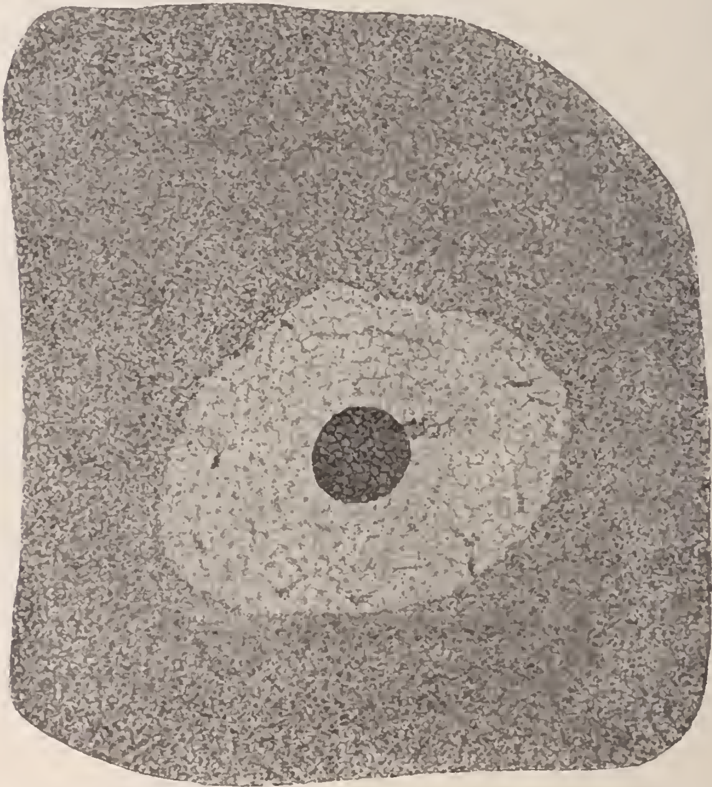
Wie es scheint, bleibt die Tätigkeit des Nucleolus bzw. des Keimbläschens weit hinter der Tätigkeit des Dotterkernes zurück, was man aus dem Verhalten dieser beiden Gebilde zu den Chromatinfarbstoffen erschließen kann.

---

seinen Untersuchungen entstehen diese Gebilde ohne jeden Zweifel bei verschiedenen Angiospermen aus dem Kerne. In dieser Schlußfolgerung bestärken uns auch die Verhältnisse bei *Acanthometra*, bei welcher, obwohl es sich um ein Tier handelt, die Makronuclei eine grünlichgelbe Farbe annehmen. Daher wurden sie von den früheren Forschern als Algenzellen betrachtet, welche in einer Symbiose mit dem Tiere leben sollten. (Moroff und Stiasny: Über Bau und Fortpflanzung von *Acanthometra*. Centralblatt für Physiologie Bd. 22 Nr. 19 1908.)

Sobald sich der Dotterkern aufgelöst hat, verstärkt der Kern selbst seine Tätigkeit, was man aus seinem bedeutenden Anwachsen erschließen kann; deutlich läßt sich dies aus einem Vergleich von Figur 19 und A ersehen. Jetzt weist er eine gleichmäßige, feinwabige Struktur auf, welche allerdings durch die beträchtliche, in

Textfig. A.



Paracalanus parvus. Erwachsenes Ei, unmittelbar vor der Auflösung des Keimbläschens.

feinem Zustande verteilte Chromatinmenge teilweise verdeckt ist. Ein chromatischer Faden zieht sich in verschiedenen Richtungen im Kerninnern herum, wobei er vornehmlich unmittelbar unter der Kernoberfläche verläuft und stellenweise in Berührung mit ihr kommt. Sein Rand ist etwas verschwommen, außerdem läßt er sich schwach färben, nur an einzelnen Stellen ist er bedeutend stärker färbbar. Das ganze Bild macht oft den Eindruck, wie wenn eine Anzahl kleinere Chromatinverdichtungen (Haufen) im Kerne verteilt wären,

welche durch schwach färbbare Züge in Verbindung miteinander ständen (Fig 20). Diese Chromatinschleife war in den früheren Stadien nicht zu bemerken; möglicherweise war sie aber doch vorhanden, nur daß sie sich nicht genügend färben ließ. Ich bin nicht in der Lage, mich positiv aussprechen zu können, ob das Gebilde einen ununterbrochenen Faden darstellt; oder besteht es vielmehr aus einer größeren Anzahl Stücke?

Der Nucleolus hat eine vacuoläre Struktur und läßt sich gleichmäßig färben. Eine Chromatinauswanderung aus seinem Inneren läßt sich um jede Zeit verfolgen. Figur A stellt einen Schnitt durch ein erwachsenes Oocyt dar, dessen Keimbläschen unmittelbar vor der Auflösung steht. Bevor ich jedoch zur Darstellung dieses Prozesses übergehe, muß ich mit einigen Worten des Zelleibes gedenken.

Das ganze Plasma des erwachsenen Eies ist durch eine äußerst große Menge von Körnchen überladen, wodurch es eine mehr feinkörnige Struktur aufweist. Die einzelnen Körnchen verhalten sich gegen die Chromatinfarbstoffe ganz verschieden; ein Teil färbt sich genau wie Chromatin, ein andrer Teil hat ein blasseres Aussehen, dazwischen sind andre, die sich überhaupt nicht färben lassen; offenbar stellen sie verschiedene Stadien der Chromatinumwandlung dar. Ich will noch hervorheben, daß bis jetzt gar keine Dotterbildung stattgefunden hat.

E. Schismastadium.

Die sich bis zur Spindelbildung am Kerne abspielenden Prozesse will ich mit diesem Ausdruck bezeichnen; die theoretische Begründung desselben erfolgt im allgemeinen Teil.

Sowie das Ei sein Wachstum abgeschlossen hat, beginnt die Auflösung des Keimbläschens. Dieselbe gibt sich dadurch kund, daß sich die scharfe Kerngrenze verwischt, so daß ein allmählicher Übergang zwischen Kern und Plasma sich einstellt. Der Nucleolus verschwindet so rasch, daß ich nicht feststellen konnte, auf welche Weise, wahrscheinlich wird er ins Plasma ausgestoßen, wo er gleichzeitig in kleine Stücke zerfällt. Ein Teil des im Kerne diffus verteilten Chromatins wandert aus; dadurch sieht jetzt ersterer bedeutend heller aus, außerdem tritt jetzt die Wabenstruktur bedeutend schärfer und klarer hervor.

Der früher beschriebene Chromatinfaden scheint jetzt in einzelne Stücke zerfallen zu sein, welche ebenfalls in verschiedene Richtungen verlaufen, wobei sie scharfe Biegungen machen. An manchen Stellen

nähern sich die beiden Schenkel der gebogenen Schleifen sehr dicht einander. Hier färben sie sich bedeutend stärker mit Chromatinfarbstoffen, auch die übrigen Schleifen färben sich an einzelnen Stellen stärker. Nun fängt die Auflösung dieser Fäden an; dieselbe erfolgt in der Weise, daß letztere immer blasser werden, bis sie verschwinden; nur an einzelnen Stellen, die sich auch früher stärker tingierten, behalten sie ihre Färbbarkeit. Dadurch entstehen sechs Chromatingruppen, von welchen in erster Zeit ganz schwach färbbare Fortsätze auslaufen; offenbar stellen letztere die letzten Spuren der zerfallenen Teile der Schleifen dar. Schließlich verschwinden auch sie und wir bekommen die sechs Chromatingruppen ganz frei im Kerne verteilt. Sie stellen die erste Anlage der Chromosomen der Richtungsspindel dar. Zuerst bestehen sie aus vier Chromatinkörnchen, welche paarweise angeordnet sind. Bald verschmelzen je zwei Körnchen, wodurch kurze Stäbchen entstehen; letztere verlaufen wie es scheint im Anfang parallel nebeneinander (Fig. 21), man sieht aber andre in demselben Bilde, welche sich hintereinander befinden; wahrscheinlich erfolgte eine Drehung der Stäbchen. Nach den Bildern zu urteilen, erfolgt eine Vereinigung der kleinen Stäbchen mit ihren Enden, wodurch wir sechs längere Stäbchen bekommen, die die definitiven Chromosomen der ersten Richtungsspindel darstellen.

Figur 21 stellt einen Schnitt durch ein Ei dar, in welchem die letzten Überreste des Kernes zu sehen sind; außerdem sind noch die Chromosomen zu sehen, welche verschiedene Stadien ihrer Umwandlung zeigen; fünf Chromosomen waren auf einem Schnitt getroffen, das sechste wurde von dem nächstfolgenden aufgenommen.

Aus der vorhergehenden Darstellung ist also zu entnehmen, daß die verhältnismäßig großen Schleifen sich bis auf vier Körnchen vollkommen auflösen; letztere nähern sich zur Bildung von Vierergruppen, nachdem durch Vereinigung von je zweien ein größeres Körnchen entstanden ist, bilden sich die definitiven Chromosomen durch eine Verschmelzung der größeren Körnchen. Manchmal schien es mir, wie wenn die einzelnen Körnchenpaare aus verschiedenen Schleifen herrühren würden, die sich vorher stark einander genähert hatten, so daß wir es hier mit einer Konjugation zu tun hätten. Die genaue Prüfung hat aber keine ganz sicheren Anhaltspunkte zu einer solchen Deutung geben können.

Unmittelbar nach ihrer Bildung sammeln sich die Chromosomen in einer Gruppe; gleichzeitig damit entsteht die erste Spindel, deren Strahlen aus dem achromatischen Wabenwerk des Kernes gebildet werden.

Die Auflösung des Kernes und die Bildung der ersten Richtungsspindel erfolgt sehr rasch. Sobald die Keimbläschenauflösung in einem Ei eingeleitet wird, sind in den meisten Fällen die vorhergehenden älteren Eier bereits abgelegt, so daß es sich entweder am Ende des Eierstockes befindet, oder stehen vor ihm noch ein, höchstens zwei Eier, welche bereits die Richtungsspindel gebildet haben und offenbar in dem nächsten Augenblicke abgelegt worden wären.

F. Dotterbildung.

Unmittelbar vor der Auflösung des Keimbläschens, etwa nach dem Stadium, das uns durch Figur A dargestellt wird, spielen sich im Plasma weitgehende Umänderungen ab. Vor dem Beginn des Schismastadiums weist das Plasma eine dichte feinkörnige Konstitution auf. Auf einmal bekommt das Ei eine ziemlich weitwabige Struktur und nimmt stark an Volumen zu. Nach meinen aproximativen Ausrechnungen findet eine Volumenausdehnung um $^1/_5$—$^1/_4$ von der früheren Größe statt. Offenbar nimmt das Ei Flüssigkeit von außen auf. Gleichzeitig mit dieser starken Vergrößerung des Eies findet eine Umformung der in seinem Plasma angehäuften Materialien statt. Auf einmal treten größere rundliche Körner auf, welche ihrem Aussehen und Verhalten nach Dotterkörner darstellen. Diese Umwandlung schreitet rasch nach allen Seiten vor, so daß bald das ganze Ei mit Dotterkörnchen gefüllt wird. In Fig. 21 sieht man, wie sich das im Plasma angehäufte Material rechts und unten bereits in Dotter umgewandelt hat; links ist das Plasma hingegen noch von einer vacuolären Struktur. Man kann sogar sehr deutlich die Grenze zwischen den beiden Strukturen wahrnehmen.

Außer den Dotterkörnern entstehen in einer beträchtlichen Menge größere, sich mit Osmiumsäure tiefschwarz färbende Kugeln, welche offenbar Fettropfen darstellen. Daran kann man bereits mit schwacher Vergrößerung erkennen, ob das Ei die Richtungsspindel gebildet hat. Sobald letzteres geschehen ist, hat auch die Umformung der Plasmaeinschlüsse bereits stattgefunden. Offenbar vollzieht sich der ganze Metabolismus innerhalb einer sehr kurzen Zeit; womöglich in einigen Augenblicken nur.

Die Untersuchungen der letzten Jahre haben wichtige Aufschlüsse über die Dotterbildung im tierischen Ei gebracht; da sie aber bei den übrigen Tieren auf eine abweichende Weise vor sich zu gehen scheint, so mag die diesbezügliche Literatur hier eine kurze Besprechung finden. Allerdings scheint es nach den ziemlich überein-

stimmenden Beobachtungen von von Davidoff, Morgan, Floderus, Bankroft usw., daß, besonders bei den Tunicaten, das Cytoplasma samt den Einschlüssen darin in einem etwas vorgeschrittenen Stadium ebenfalls wie bei *Paracalanus* auf einmal in Dotterkörnchen zerfällt. Nach den Untersuchungen van der Strichts bei Säugetieren und Popoffs bei *Paludina* scheint dieser Prozeß auf eine ähnliche Weise vor sich zu gehen. Der Dotterbildung geht zuerst eine stärkere inselförmige Verdichtung des Plasmas voraus, welche sich dadurch kundgibt, daß einzelne Partien des letzteren sich bedeutend stärker zu färben anfangen. Diese stärker färbbaren Gebilde werden »corps vitellins oder »Dotterkugeln« genannt. Sie weisen eine konzentrische Schichtung auf und schließen in ihrer Mitte eine sich schwächer färbende Partie ein. In diesen Kugeln fängt nun die Bildung des Dotters an, es werden zuerst kleine eckige Körnchen gebildet, welche von Popoff als Eiweißkörnchen bezeichnet werden. Im weiteren Verlauf der Reservestoffbildung zerfallen die größeren Dotterkugeln in kleinere; letztere zerstreuen sich überall im Plasma und rufen eine vacuoläre Struktur in ihm hervor. Aus ihnen dürften die definitiven Dotterkörner entstehen. Bluntschli (04) gibt an, daß die Dotterbildung in der Nähe des Kernes ansetzt. Es treten zuerst n größerer Menge Vacuolen auf, in deren Inneres nun die Dotterkörner ausgeschieden werden. In weiter vorgeschrittenen Stadien findet die Ausscheidung des Vitellins mehr an der Eiperipherie statt. Es bilden sich zuerst kleine Körnchen, welche in Gruppen zu je einigen von einer helleren, sich zart färbenden Partie umgeben sind; diese Körnchen wachsen stark heran und erreichen dadurch die definitive Größe der Dotterkörner. Ich glaube, daß diese Abweichung in der Dotterbildung zwischen *Cynthia* einerseits und Säugetieren und *Paludina* andrerseits mehr auf die verschiedenen Färbungsmethoden zurückzuführen ist.

Diese Ausführungen über die Dotterbildung mögen zunächst genügen. Die Beziehung der letzteren zu den sogenannten Chromidien finden ihre Besprechung in einem späteren Kapitel.

G. Reifungsstadium.

Die erste Richtungsspindel hat eine tonnenförmige Gestalt; sie ist an den beiden Enden stumpf abgestutzt. Die achromatischen Fäden laufen zu den Spitzen nicht in einem Punkt zusammen, sondern endigen frei im Plasma. Es ist kein Centriol zu entdecken. Die Chromosomen, sechs an der Zahl, haben eine stäbchenförmige

Gestalt. Sie sind in der Mitte der Spindel angeordnet, wobei sie parallel mit der Spindelachse verlaufen (Fig. 22).

Bei der ersten Teilung schnüren sie sich in der Mitte durch und nehmen bei der Durchschnürung vorübergehend eine hantelförmige Gestalt an (Fig. 23). Nachdem sich die Tochterchromosomen getrennt haben, wandern sie in zwei Gruppen zu den Polspitzen der Spindel hin. In diesem Stadium wird das Ei abgelegt, daher war ich nicht in der Lage, den weiteren Verlauf der Richtungskörperbildung zu verfolgen.

Bei den Süßwassercopepoden ordnen sich die Chromosomen der ersten Spindel in der Äquatorialebene in der Weise an, daß bei der ersten Teilung die Spalthälften auseinandergehen; da aber RÜCKERT und HÄCKER eine endweise Vereinigung der Chromosomen annehmen, hingegen LERAT eine parallele Konjugation verficht, so entsteht auf die Weise eine Differenz in bezug auf die Frage, wann die Chromosomenreduktion stattfindet. Die ersten zwei Autoren nehmen Postreduktion, der letzterwähnte Forscher nimmt hingegen eine Präreduktion an. Meine Bilder sprechen weder zugunsten der einen noch der andern Ansicht.

2. Centropages Kröyeri Giesbr.

Gleich nach *Paracalanus parvus* will ich das Eiwachstum von einer Art darstellen, welche durch die außerordentlich starke Chromidienbildung unser Interesse in hohem Maße in Anspruch nimmt. Diese Art ist außerdem geeignet, die Frage von der nucleären Herkunft der Chromidien oder eines großen Teiles der mit diesem Ausdruck bezeichneten Gebilde endgültig zu entscheiden.

Die Kernfiguren, die uns in der Vermehrungszone des Eierstockes entgegentreten, sind denjenigen von *Paracalanus* so ähnlich, daß ich von einer detaillierten Beschreibung derselben Abstand nehmen kann. Spindeln wurden in dieser Zone nicht beobachtet; dafür bekam man längliche bis hantelförmige Kerne öfters zu Gesicht (Fig. 24, 25, 26). Die Kerne in der Vermehrungszone sind ebenfalls bedeutend größer als die Kerne im Anfang der Wachstumszone. Die Chromatinbrocken, die sich außerhalb der Kerne befinden, sind hier bedeutend größer, wie man dies aus Fig. 24—26 deutlich ersehen kann. Alle Figuren sprechen dafür, daß sie aus den Kernen auswandern; sie lösen sich im Plasma auf und werden durch neu austretende ersetzt.

Ein Unterschied in der Kern- und Plasmastruktur zwischen *Paracalanus* und *Centropages* tritt erst mit dem Beginn des Eiwachstums

ein. Er äußert sich durch das abweichende Verhalten des Chromatins im Kerne selbst.

In den definitiven Oocytenkernen ist das Chromatin zuerst in Form von kleinen Körnchen gleichmäßig in dem achromatischen Netzwerk verteilt, rasch findet jedoch eine Chromatinanreicherung im Kerne statt; es treten eine größere Menge Chromatinkörnchen in ihm auf, welche sich in dem sogenannten Lininwerk einlagern; dadurch entstehen viele kleine Chromatinfäden, welche nach verschiedenen Richtungen verlaufen und ein unregelmäßiges Gerüstwerk hervorrufen (Fig. 27). Von chromosomenähnlichen Fäden kann man hier nicht recht sprechen. Durch das Auftreten von neuem Chromatin nehmen die Balken des Gerüstes bedeutend an Dicke zu. Außerdem tritt, wie es scheint, noch Chromatin zwischen den Balken des Gerüstes in gelöstem Zustande auf, wodurch jetzt der ganze Kern bedeutend an Färbbarkeit gewinnt (Fig. 28). Schließlich geht die Chromatinvermehrung so weit vor sich, daß wir einen Chromatinballen zu sehen bekommen, in welchem eine Struktur kaum mehr zu unterscheiden ist. Durch die verschiedenen Farbstoffe läßt sich nun der Kern äußerst intensiv und fast gleichmäßig färben, nur hier und da lassen sich an ihm einzelne kaum wahrnehmbare lichtere Stellen sehen; von der Oberfläche dieses Chromatinklumpens entspringen an verschiedenen Stellen kurze dornförmige Chromatinausläufer, welche, wie es scheint, die freien Fortsätze der Chromatinbalken darstellen (Fig. 29).

In dem entsprechenden Wachstumsstadium wurden von den verschiedenen Autoren bei den übrigen Tieren Umwandlungen am Chromatin beschrieben, welche zu einer typischen Struktur führen. Es tritt zuerst ein dünner Chromatinfaden auf, welcher sich an einer Stelle des Kernes viel dichter zusammenzieht, ja oft so dicht, daß vorübergehend überhaupt keine Struktur mehr zu unterscheiden ist. Für dieses Stadium wurde der Ausdruck Synapsis eingeführt.

Obwohl meine Figuren dem Alter nach mit der Synapsis zusammenfallen, haben sie kaum etwas mit ihr zu tun. Die Chromatinanordnung ist hier ganz abweichend und eigenartig. Ein Unterschied ist wenigstens darin gegeben, daß bei den andern Tieren die Verdichtung des Chromatinfadens an einem Kernpole erfolgt; hier bei meinem Objekte nimmt der dichte Knäuel die Mitte ein, er füllt sogar oft den ganzen Kern aus, ferner kann bei ihm von Chromosomen nicht gesprochen werden.

Von einer Reihe von Autoren wurde in der neuesten Zeit die Ansicht geäußert, daß die Synapsis in Wirklichkeit nicht existiert, daß sie vielmehr als Folge einer ungenügenden Fixierung zu betrachten sei, eine Ansicht, die für viele Fälle richtig zu sein scheint. Daher wäre die Frage naheliegend, ob nicht auch bei *Centropages* die Chromatinverdichtung Folge einer mangelhaften Fixierung ist. Nach allen Übergangsstadien, welche ich von dem gewöhnlichen Kern bis zu der stärksten Chromatinverdichtung feststellen konnte, bin ich zur Überzeugung gekommen, daß diese Kernstadien auch in Wirklichkeit existieren.

Wie es scheint, ist dieses Stadium von keinem langen Bestande, da auf Längsschnitten des Ovariums die betreffenden Kerne nur zwei, äußerst selten drei Reihen bilden. Es tritt eine Auflockerung des Knäuels ein. Noch beim Auftreten der ersten lichten Stellen im Kerne kann man bereits einen verhältnismäßig dicken Faden unterscheiden, welcher nach allen Richtungen verläuft. Seine Schenkel sind im Anfang meistens dicht aneinandergepreßt; sie stehen jedoch in keiner Verbindung durch chromatische Brücken, wie dies vor der Bildung des Knäuels der Fall war. Jetzt weist der Faden einen scharf umschriebenen Rand auf (Fig. 30).

Die weitere Auflockerung des Knäuels wird durch das Auseinanderweichen der Biegungen des Chromatinfadens hervorgerufen. Da die Synapsis den ganzen Kern ausfüllte, kann dieser Auflockerungsprozeß nur durch ein entsprechendes Wachstum des Kernes ermöglicht werden. In der Tat sieht man, daß in dem Maße, wie die Spiremauflockerung vor sich geht, auch eine Zunahme der Kerngröße erfolgt (Fig. 31). Es konnte nicht mit Sicherheit konstatiert werden, ob sich der Faden während der Auflockerung auch verkürzt, daß er aber an Dicke zunimmt, kann man aus den Figuren 31—32 ohne weiteres konstatieren, welche bei derselben Vergrößerung gezeichnet wurden. Ebenfalls konnte keine Längsspaltung am Faden im Anfang festgestellt werden, erst in einem späteren Stadium konnte man den hellen Strich sehen.

In dem folgenden Stadium entstehen an der Oberfläche des Fadens feine chromatische Ausläufer, wodurch er jetzt seine glatte Kontur verliert und ein mehr verschwommenes Aussehen bekommt. Gleichzeitig damit tritt in dem Färbungsvermögen seiner Teile eine bedeutende Differenz ein. An einzelnen Stellen fängt er sich bedeutend stärker zu färben an; an andern läßt das Färbungsvermögen hingegen bedeutend nach. Dadurch bekommt man den Eindruck,

wie wenn er in einzelne Stücke zerfällt (Fig. 32, 33). Durch ein abermaliges Auftreten von schwächer färbbaren Stellen in den vorher erwähnten Segmenten erfolgt eine weitere Zerstäubung des Chromatins. Wir bekommen bald Stadien, in welchen das Chromatin in Form von länglichen oder viereckigen Gebilden in Vierergruppen oder in deutliche Reihen im Kerne geordnet ist (Fig. 34). Die Vierergruppen entstehen, wie es mir den Eindruck macht, in der Weise, daß der die Längsspaltung des Spirems markierende helle Strich in den einzelnen Chromatinschleifen schärfer hervortritt; es findet ein schwaches Auseinanderrücken der Spalthälften statt, wodurch zwei parallel verlaufende Bändchen entstehen. Durch das Auftreten eines Querspalts werden nun diese Bändchen weiter in je zwei Stücke geteilt. Dadurch entstehen die Vierergruppen.

Durch feine Ausläufer, welche von der Oberfläche der einzelnen Chromatinstücke entspringen, stehen sie miteinander in Verbindung (Fig. 35). Ihrem färberischen Vermögen nach entsprechen diese Ausläufer dem Plastin (Nucleolarsubstanz), sehr oft auch dem Linin der Autoren. Ihre Genese in Betracht ziehend, muß ich annehmen, daß sie ein Umwandlungsprodukt des Chromatins darstellen, eine Ansicht, welche ich auf Grund von bei *Aggregata* gemachten Beobachtungen in einer früheren Arbeit (08) geäußert habe.

Während des weiteren Wachstums findet eine ununterbrochene Umordnung des Chromatins im Kerne statt. Es vereinigen sich die einzelnen Körnchen von neuem und bilden chromosomenähnliche Gebilde, welche durch die aus ihrer Oberfläche entspringenden feinen Ausläufer immer ein verschwommenes Aussehen aufweisen (Fig. 36). Nachdem sich die meisten dieser Schleifen wieder verkürzt haben, entstehen größere chromatische Stücke, welche eine längliche oder eckige Gestalt aufweisen (Fig. 37). Wiederum stehen sie jedoch durch feinere oder dickere Fortsätze miteinander in Verbindung und lassen im Grunde erkennen, daß sie die stärker gefärbten Partien eines sich durch den ganzen Kern schlängelnden Chromatinbandes darstellen. Durch eine gleichmäßigere Verteilung des Chromatins in einem etwas späteren Stadium tritt das letztere viel schärfer zu Tage (Fig. 38). Wiederum zerfällt der Faden in einzelne Stücke, welche aber durch schmälere und breitere Brücken miteinander in Verbindung bleiben und so stellenweise rosenkranzähnliche Gebilde hervorrufen (Fig. 39). Oft bleibt das Chromatin an manchen Stellen auch weiter in schleifenförmiger Anordnung gleichmäßig verteilt, nur daß die

Kontur infolge der vielen Chromatinauswüchse, welche aus dem Rande entspringen, stark verschwommen erscheint.

Die hier beschriebenen Umänderungen des Chromatins erinnern lebhaft an die bekannten Untersuchungen von CARNOY und LEBRUN bei Amphibien. Auch dort erfährt das Keimbläschen während des Eiwachstums eine Reihe tiefgreifender Veränderungen in der Anordnung seines Chromatins. Allerdings besteht zwischen den beiden insofern ein Unterschied, als dort eine größere Menge von Nucleolen gebildet wird, welche gegen das Centrum des Keimbläschen hinwandern, um sich hier in Form von Körnchen oder in chromosomenähnlichen Gebilden aufzulösen; letztere sollen sich wieder in Nucleolen zusammenballen; die sekundären Nucleolen erfahren eine abermalige Auflösung usw. Der wiederholte Aufbau der Nucleolen und ihr Zerfall erfolgt mehrmals während des Eiwachstums. An der ganzen Darstellung scheint mir die Deutung nicht richtig zu sein, daß die Nucleolen einer neuen Generation durch Zusammenballung von Materialien, welche aus den vorhergehenden Nucleolen stammen, gebildet werden. Vielmehr glaube ich, die Sache in der Weise deuten zu müssen, daß das Chromatin der zerfallenden Nucleolen aus dem Kerne auswandert. Jede neue Nucleolengeneration wird, wie dies auch VEJDOVSKÝ (07) und ich (08) vermuteten, aus den persistierenden idiochromatischen Chromosomen gebildet.

Bei *Cyclops* und *Diaptomus* scheinen die Schleifen, welche durch den Zerfall des Spirems zustande kommen, nach den Angaben HÄCKERS gar keine Umänderungen zu erfahren; er zeichnet sie in allen Wachstumsstadien sehr scharf. Mit LERAT vermute ich jedoch, daß HÄCKER seine Figur sehr stark schematisiert hat. Hingegen erfahren nach LERAT bei *Cyclops strenuus* die Chromosomen weitgehende Umänderungen, welche sich aber erst in der zweiten Wachstumsperiode, nachdem die Eier in die Oviducte übergetreten sind, abspielen. Dabei ist zu bemerken, daß nur einzelne Chromosomen diesen Prozeß eingehen; die übrigen behalten während der ganzen Zeit ihre scharfe Kontur.

Nach diesem Exkurs kehren wir wieder zur Darstellung der Verhältnisse bei *Centropages* zurück. Während die vorhin beschriebenen Veränderungen sich im Chromatin abspielten, erfährt der Kern eine bedeutende Vergrößerung; er wächst viel stärker heran als bei *Paracalanus*, daher ist er auch auf korrespondierenden Stadien viel größer, was man beim Vergleich der diesbezüglichen Bilder ohne weiteres ersehen kann. Auf die Erörte-

rung dieser Erscheinung werde ich jedoch erst im allgemeinen Teil eingehen.

Im Gegensatz zu diesen mannigfaltigen Chromatinumlagerungen erfährt der Nucleolus nur sehr geringfügige Veränderungen in seiner Struktur und in seinem Färbungsvermögen. Über sein Auftreten kann ich zuerst nur das berichten, daß ich ihn bereits in der Wachstumszone, nach der Auflockerung des Spirems, als ein größeres Körnchen beobachtete; ob er aber identisch mit dem Nucleolus aus der Vermehrungszone ist, kann ich nicht entscheiden. Offenbar wird er für das wachsende Ei neu gebildet, wie dies Bonnevie (06) für *Enteroxenos* und Vejdovský (07) für die Enchytreiden festgestellt haben und ich es bei *Holothuria tubulosa* bestätigen kann. Während der ersten Stadien des Eiwachstums nimmt der Nucleolus mäßig an Größe zu; in bezug auf seine Färbbarkeit ist zu bemerken, daß er sich gleichmäßig tingiert; im Anfang ist er auch gleichmäßig gebaut. Erst nachdem er eine bestimmte Größe erreicht hat, treten in ihm kleine Vacuolen auf, welche rasch an Größe zunehmen und sich in seinem Inneren gleichmäßig verteilen. Im erwachsenen Ei ist der Nucleolus klein; seine innere Partie färbt sich jetzt stärker als die Peripherie, wodurch zwei meistens scharf begrenzte Zonen in ihm zustande kommen (Fig. 39). Dem Färbungsvermögen nach dürfte die innere Partie gemäß der üblichen Terminologie als Chromatin zu bezeichnen sein. Eine Teilung bei dem Nucleolus wurde nicht beobachtet; ich bin ihm immer in Einzahl begegnet; eine Chromatinauswanderung aus seinem Innern war auch nicht zu konstatieren. Aus seinem Verhalten ist zu erschließen, daß er sich an den vegetativen Prozessen der Zellen entweder gar nicht oder äußerst schwach beteiligt.

Nachdem wir die Chromatinumänderungen die sich im Kerne selbst vollziehen, sowie das Wachstum des letzteren dargestellt haben, wollen wir jetzt die

Chromidienbildung

verfolgen. Noch während der Auflockerung der sogenannten Synapsis kann man die in größerer Menge stattfindende Abstoßung von Chromatinstücken konstatieren. An einzelnen Stellen sieht man, wie die durch die Umbiegung des Chromatinfadens hervorgerufenen Knickungen sich über die Kernoberfläche emporheben und ins Cytoplasma übertreten; bald darauf schnüren sie sich von dem Spiremfaden ab und wandern mehr gegen die Peripherie des jungen Oocyten hin.

Manchmal sieht man, daß auch freie Enden des Fadens über die Kernoberfläche hervorragen (Fig. 31). In den Stadien, welche unmittelbar nach der Auflösung des Spirems folgen, erkennt man, wie einzelne Chromatinbrocken sich dicht an die Kernoberfläche anschmiegen, um bald ins Plasma überzutreten (Fig. 32—33). Das Merkwürdige ist hier, daß sich ganze Stücke vom Spiremfaden ablösen und wie bei *Paracalanus* in das Plasma übertreten; bei der letzterwähnten Art sind sie aber berufen, eine für gewöhnlich dem Kerne zukommende physiologische Funktion zu spielen. Bei *Centropages* sind diese Chromatinbrocken hingegen nur von kurzem Bestande, da sie bald einer Auflösung anheimfallen. Sie haben gewöhnlich eine länglich gedrungene Gestalt, sind aber mitunter auch als rundliche Gebilde zu sehen. Durch einen hellen Strich sind sie gewöhnlich in zwei Hälften gespalten. Oft ist aber der Spalt in der Mitte unterbrochen, wodurch die Chromidien eine Achtergestalt bekommen. Ihre Auflösung erfolgt durch Abgabe von kleinen Chromatinkörnchen; gleichzeitig verlieren sie aber nach und nach an Färbbarkeit, bis sie schließlich von dem umgebenden Plasma nicht mehr zu unterscheiden sind. Die aufgelösten Chromidien werden ununterbrochen durch neue aus dem Kerne heraustretende ersetzt, welche das Schicksal ihrer Vorgänger teilen.

In den späteren Stadien wird die Chromidienausstoßung immer lebhafter. Die verschiedenen Umformungen des Chromatins im Kern stehen unstreitig im Zusammenhang mit der Bildung der auswandernden Chromidien. In dem vorhergehenden Kapitel wurde dargelegt, daß das Chromatin im Kerne in Form von einem mehr oder minder deutlichen Faden angeordnet ist, welcher nach allen Richtungen verläuft; gerade dieser Faden ist es, der durch Abschnürung einzelner Teile zur Chromidienbildung am meisten beiträgt. Überall sieht man an den Stellen, wo er in Berührung mit der Oberfläche steht, daß eine Chromatinverdichtung stattfindet (Fig. 38, 39); letztere preßt sich in das Plasma hinein, um sich bald von dem übrigen Verbande loszulösen.

Entgegen der Behauptung mancher Forscher für andre Objekte, daß eine Chromidienauswanderung nur in bestimmten Perioden des Eiwachstums erfolgt, muß ich ausdrücklich hervorheben, daß bei *Centropages Kröyeri* dieser Prozeß gleichmäßig während des ganzen Eiwachstums vor sich geht. Auf diese Erscheinung werde ich jedoch im allgemeinen Teil noch einmal ausführlicher zurückkommen.

Wie lebhaft die Chromidienbildung während des Eiwachstums vor sich geht, kann man am besten aus Figur 38 und 39 erschließen;

in diesen Figuren sind die Chromidien von einem einzigen Schnitt eingezeichnet. Wenn man die Schnittserie verfolgt, kommt man zur Überzeugung, daß das wachsende Ei von diesen Gebilden förmlich durchsetzt ist. Wenn wir andrerseits in Betracht ziehen, daß vor der Auswanderung dieser Chromidien alle vorhergehenden sich aufgelöst haben bzw. in Körnchen zerfallen sind, so sind wir gezwungen anzunehmen, daß das Eiwachstum einzig und allein eine Folge der Chromidienbildung ist.

Erwähnen will ich noch, daß die Dotterbildung, d. h. das Auftreten der Dotterkörnchen, wie bei *Paracalanus*, sehr spät, erst wenn das Eiwachstum abgeschlossen ist, erfolgt. Es ist daher das naheliegendste anzunehmen, daß gerade diese enorme Menge von Chromidien und ihre Umwandlungsprodukte es sind, die das zur Dotterbildung nötige Material liefern.

Das Auftreten von Chromidien in der wachsenden Oocyte wurde von einer großen Anzahl Forscher, allerdings unter ganz verschiedenen Namen, beschrieben; so sind sie als basophyle Granula von den meisten Autoren bezeichnet; von Benda als Cytosomen; von Hertwig, von Beneden, Heidenhain und von Kostanecki als Mikrosomen; ferner von Arnold als Plasmosomen usw. Da sich die Chromidien bei *Molgula* zu einem Körper verdichten, bezeichnet sie Crampton als Dotterkern. Bluntschli identifiziert sie mit den Mitochondrien, wenn sie in Reihen angeordnet sind, bzw. als Chondromiten, wenn sie in Körnchen auftreten; Prenant bezeichnet sie als ergastoplasmatische Bildungen, van der Stricht bezeichnet sie als Pseudochromosomen in den Eiern der Säugetiere usw. Daß alle diese unter verschiedenen Namen bezeichneten Gebilde derselben Natur sind, haben bereits Benda, Bluntschli, insbesondere aber Goldschmidt, der für sie die Bezeichnung Chromidien einführte, hervorgehoben.

Die Ansichten über ihre Entstehung gehen weit auseinander: die älteren Autoren halten sie durchwegs für Plasmadifferenzierungen und bestreiten ihre Genese aus dem Kerne mit Entschiedenheit. Erst Popoff (07) gelang es, bei *Paludina* mit wünschenswerter Deutlichkeit die Auswanderung der Chromidien aus dem Kern zu verfolgen und auf diese Weise ihre richtige Genese festzustellen. Er hat ferner ihre vorübergehende Verdichtung zu einem Dotterkern verfolgt; dadurch konnte er für ähnliche, bei andern Tieren beschriebene Gebilde die chromidiale Natur beweisen. In einer soeben erschienenen Arbeit zweifelt jedoch Vejdovský (07) sehr die Angaben Popoffs an; seine Bilder führt er auf eine ungenügende Fixierung zurück. Vejdovský

lehnt die Auswanderung von Chromidien aus dem Kerne ab. Die Verhältnisse bei *Centropages* beweisen aber das Gegenteil; und ich glaube daher, daß das abfällige Urteil Vejdovskýs über die Befunde Popoffs unzutreffend ist.

Das Schismastadium und die Richtungskörperbildung wurden nicht verfolgt, da mir das nötige Material nicht in genügender Menge vorlag.

3. Centropages typicus Kröyer.

In keiner andern von mir untersuchten Art treten in der Vermehrungszone des Eierstocks so deutlich eingeschnürte Kerne auf wie bei dieser Art. Die Bilder, die ich hier zu sehen bekam, haben am meisten dazu beigetragen, eine direkte Teilung bei den marinen Copepoden für wahrscheinlich zu halten.

Die Kernstruktur der Oogonienzellen bietet, wie aus Fig. 40—42 zu entnehmen ist, nichts Abweichendes dar. An der Spitze des Keimschlauches sind die Kerne bedeutend größer; hier haben sie eine rundliche Gestalt, oft sind sie länglich bis sanduhrförmig eingeschnürt; in Fig. 40 ist ein in Teilung begriffener Kern gezeichnet. Allerdings ist die Durchschnürung soweit gediehen, daß man auch behaupten könnte, wir hätten es hier mit zwei dicht aneinanderstoßenden Kernen zu tun. Ein unzweideutigeres Bild gibt Fig. 42, in welchem ein Kern gezeichnet ist, welcher durch mehrere tiefe Einschnürungen an vier Partien segmentiert ist. Die Kerne sind ziemlich in der Längsachse des Eierstockes gelegen: die untere, die größte Partie ist dem Blindende des Eierstockes zugenähert, das oberste Stück befindet sich hingegen ziemlich in der Nähe der Wachstumszone. Der größte Kern(teil) hat eine längliche Gestalt erlangt, er ist auch schwach eingeschnürt, dürfte also unmittelbar vor einer Teilung stehen; denselben Eindruck bekommt man von dem zweiten Kern. Aus diesem Bilde dürfte man ersehen, daß die Kernteilung sehr lebhaft vor sich geht. Fig. 41 stellt ebenfalls einen in Teilung begriffenen Kern dar; der Größe nach dürften die daraus resultierenden Teile als definitive Oocytenkerne angesehen werden müssen, wofür auch ihre Lage spricht: sie befanden sich nämlich unmittelbar vor der Wachstumszone.

Die in die Wachstumszone übertretenden Kerne machen dieselben Veränderungen am Chromatin wie in der vorhergehenden Art durch. Auch hier bilden sich allmählich die Achromatinmaschen des Kerngerüsts in ein chromatisches Gerüst um, welches durch eine immer

mehr zunehmende Anhäufung von Chromatin eine dichte Konsistenz annimmt und als Endresultat ein Stadium hervorruft, das ich nicht ganz korrekt bei der vorhergehenden Art als Synapsis bezeichnete (Fig. 43—45). Auch hier kann man nicht recht von der Ausbildung eines dünnen Fadens (Leptotänstadium) sprechen, wie dies bei den übrigen Tiergruppen dargestellt wird (Säugetiere WINIWARTER [90], Mollusken POPOFF [07], Trematoden GOLDSCHMIDT, *Myxine* SCHREINER usw.). Kurz nachdem das Chromatin durch seine beträchtliche Vermehrung eine so starke Verdichtung im Kerne erfahren hat, findet eine Auflockerung der Synapsis statt, wobei gleich von Anfang an sich ein scharf umschriebener Faden differenziert, der sich in allen Richtungen durcheinanderwindet (Fig. 46). Die Bilder sind ganz ähnlich wie bei *Paracalanus*. Ein Zerfall des Spirems in Segmente erfolgt erst, nachdem er durch Ausscheidung von feinen Fortsätzen an seiner Oberfläche seine glatte Kontur wieder eingebüßt hat (Fig. 47). Im Gegensatz zu den früheren zwei Arten findet aber hier keine Ausstoßung von Chromidien in geformtem Zustand statt. Wahrscheinlich verbleibt das ganze Spirem im Kerne und macht dieselben Veränderungen durch, die wir bereits bei *Centropages Kröyeri* ausführlich geschildert haben.

Es entstehen auch hier kürzere und längere Schleifen, welche sich zu einem undeutlichen, den ganzen Kern erfüllenden Bande miteinander vereinigen; dann zieht sich das Chromatin an einzelnen Stellen zusammen, um sich in einem späteren Stadium wieder gleichmäßiger zu verteilen (Fig. 48, 49).

Im Gegensatz zu der vorhergehenden Art findet die Chromidienauswanderung in Form von ganz kleinen Körnchen statt. Bereits in den Anfangswachstumsstadien begegnet man im Plasma kleinen mikrosomenähnlichen Chromatinkörnchen, welche um den Kern herum in größerer Menge angehäuft sind als gegen die Peripherie der Zelle. Diese Erscheinung sowie der Umstand, daß sehr viele Körnchen in der Kernmembran eingelagert sind, sprechen sehr dafür, daß diese Körnchen aus dem Kerne auswandern. Besonders unzweideutige Bilder geben die späteren Stadien (Fig. 50), wo die auswandernden Chromidien als größere Körnchen und in verstärktem Maße den Kern verlassen. Besonders stark sind sie hier in der Kernmembran eingelagert. Es macht sogar den Eindruck, daß die Kerngrenze (Kernmembran) allein durch diese Körnchen hervorgerufen wird.

Es ist äußerst merkwürdig, daß bei dieser Art, nachdem die Eier die Hälfte ihres Wachstums durchgemacht haben, eine Anzahl von

tiefgreifenden Veränderungen sowohl im Plasma als auch im Kerne selbst stattfindet. Letzterer bekommt eine gleichmäßig feinwabige Struktur, worin ein langer Chromatinfaden eingebettet ist. Der Faden verläuft unter der Oberfläche des Kerns, wobei er größere und kleinere Biegungen macht, welche oft weit ins Kerninnere hineinreichen (Fig. 51). Möglicherweise ist er identisch mit dem Streifen bei *Paracalanus*, von dem die Chromosomen der ersten Richtungsspindel entstehen; ich halte es jedoch für wahrscheinlicher, daß er trophischer Natur ist. Der Nucleolus selbst zeigt keine nennenswerten Veränderungen. Durch die außerordentlich große Menge von Vacuolen, welche im Plasma auftreten, bekommt dasselbe eine weitmaschige Struktur. Die Vacuolen sind ziemlich gleichmäßig verteilt, wobei sie in der Regel eine radiäre Anordnung erkennen lassen. Zwischen den Vacuolen ist das Plasma in Form von schmäleren und breiteren Zügen verteilt; um den Kern herum ist es strahlenförmig geordnet; es ist von einer grobkörnigen Struktur. Eine größere Menge von runden, sich chromatinähnlich färbenden Körnern ist im Plasma verteilt. Oft haben sie das Aussehen und die Struktur kleiner Nucleolen; offenbar sind sie aus dem Kerne ausgewandert; dafür spricht der Umstand, daß sie um letzteren in größerer Menge zu sehen sind; man findet außerdem Körnchen, welche dicht an der Kernmembran haften, andre, welche zum Teil im Kerne, zum Teil im Plasma liegen, und schließlich auch solche, die ganz im Kerne liegen. Soweit meine Beobachtungen reichen, fängt die für gewöhnlich blasse Chromatinschleife sich an einzelnen Stellen stärker zu färben an; diese Stellen stehen für gewöhnlich mit der Kernoberfläche in Berührung oder liegen dicht unter derselben; sie lösen sich von dem Verband ab und wandern ins Plasma über, wobei sie gleichzeitig an Färbbarkeit gewinnen (Fig. 51).

Auch Vejdovský hat bei den Enchythreiden eine Ablösung von nucleolenähnlichen Chromatinkörnchen von den Chromosomen beobachtet; nach ihm findet aber dieser Prozeß in einem sehr begrenzten Maße statt; dabei sollen diese Nucleolen im Kerne bis zu dessen Auflösung verbleiben, um sich nachher um die Richtungsspindel herum zu gruppieren. Offenbar haben wir es hier wiederum mit trophischem Chromatin zu tun, welches zur Dotterbildung verwendet wird.

In der zweiten Wachstumsperiode findet die Chromatinauswanderung nicht allein in Form von größeren Körnchen, sondern auch in gelöstem Zustande und in Form von weit kleineren mikrosomenähnlichen Körnchen statt, wofür die strahlige Anordnung des Plasmas um den Kern herum spricht. Ich konnte mir keine

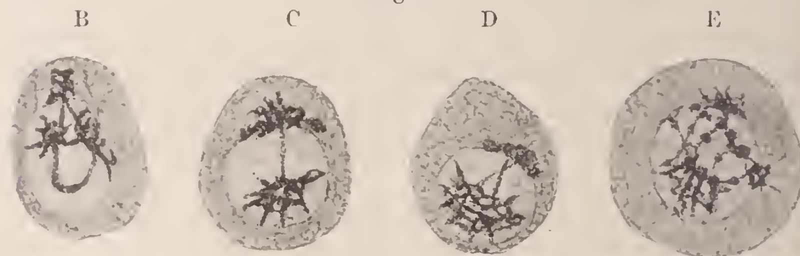
Klarheit darüber verschaffen, woher die große Menge von Vacuolen kommt.

Obwohl mir ein reichlicheres Material von dieser Art vorlag, konnte ich keine Eier beobachten, welche bereits die Richtungsspindel gebildet hatten. Zwar begegnete ich Eiern, bei denen die Auflösung des Keimbläschens bereits eingeleitet war, offenbar werden sie in diesem Stadium abgelegt.

4. Euterpe acutifrons (?) Dana.

Hier will ich einige Bilder aus dem Eiwachstum einer Art geben, die leider äußerst selten in meinen Fängen vorkam. Es handelte sich um einen zufälligen Befund. In der großen Menge von Präparaten habe ich ein einziges Tier mit einer gut entwickelten Ge-

Textfig. B—E.



Euterpe acutifrons. Junge Oocyten. Verschiedene Stadien der Bildung des Dotterkernes. 2250/1.

schlechtsdrüse gefunden, wahrscheinlich handelt es sich hier um *Euterpe acutifrons.*

Die Kerne in der Vermehrungszone des Ovariums zeigen keine abweichenden Bilder von denjenigen, die wir von den übrigen Arten gegeben haben. Eine Verdichtung des Chromatins zu einer Synapsis findet nicht statt. Das Chromatin ordnet sich zu einem Spirem an, welches zuerst unregelmäßig verläuft. Es findet eine stärkere Verdichtung der Schlingen an zwei Stellen statt, welche gewöhnlich auf zwei entgegengesetzten Seiten des Kerns sich befinden. Der eine Haufen, der meist etwas kleiner als der andre ist, tritt in das Plasma über (Fig. B, C, D), das ist der Dotterkern; für gewöhnlich bleiben Dotterkern und übriges Chromatin durch einen einfachen oder doppelten Strang miteinander in Verbindung (Fig. C, D). Manchmal bleibt die Zusammenziehung des Chromatins (des Spirems) nur an zwei Stellen aus. Es ist dann gleichmäßiger im Kerninneren verteilt. In einem solchen Falle tritt an zwei oder mehreren Stellen

Chromatin aus dem Kerne heraus, welches zum Dotterkern wird (Fig. E). Das im Kerne übrigbleibende Chromatin zerfällt in einzelne Körnchen, welche feine, schwach färbbare Fortsätze von ihrer Oberfläche aussenden. Gleichzeitig tritt auch der Nucleolus auf. Während der ersten Periode des Eiwachstums verändern diese Körper unbedeutend ihre Form; sie können eine längliche Form an-

Textfig. F—I.



Euterpe acutifrons. Junge Oocyten. $^{2250}/_1$.

nehmen oder in Tetraden zerfallen (Fig. F, G, H). Der Nucleolus scheint sich ebenfalls wenig zu betätigen.

Weitgehende Umwandlungen erfährt der Dotterkern. Bald nachdem er gebildet ist, zieht er sich zu einem festeren Körper zusammen oder zerfällt in mehrere kleinere Stücke, welche sich an die Kernoberfläche verteilen. Manchmal begegnet man Bildern, die lebhaft an *Paracalanus* erinnern (Fig. G, H). Manche von diesen Körnchen ordnen sich sogar zu den sogenannten Vierergruppen

(Fig. H). Während des nächstfolgenden Eiwachstums nimmt der Kern recht wenig an Größe zu, was man aus einem Vergleich von Fig. G und H ohne weiteres ersehen kann. Das zur Dotterbildung nötige Material wird von dem Dotterkern geliefert; man sieht, wie die einzelnen Stücke desselben kleinere und größere Körnchen von sich abstoßen, welche sich in dem übrigen Plasma verteilen und einer weiteren Umwandlung anheimfallen (Fig. J). Leider waren in dem Ovarium nicht alle Wachstumsstadien der Eier vorhanden. Offenbar erfolgt die Eiablage bei dieser Art schubweise. Die nächstfolgenden Eier hatten bedeutend an Größe zugenommen; auffallend war die üppige Entfaltung des Dotterkerns. Überall ist das Plasma von Chromatinsträngen durchsetzt, welche eine schleifenförmige Gestalt aufweisen oder durch die vielen Verästelungen eine knorrige oder zwergförmige Gestalt annehmen; an vielen Stellen sind auch kleinere Chromatinstücke zu sehen, die meisten von ihnen stellen aber Querschnitte von Schleifen vor, welche senkrecht zur Schnittfläche gehen (Fig. J).

Textfig. J.



Euterpe acutifrons. Ein erwachsenes Ei. $^{1800}/_{1}$.

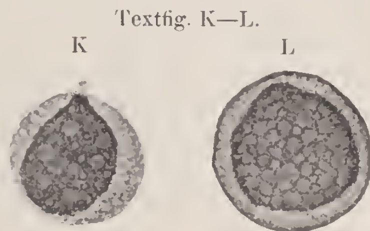
Wie stark die vegetative Tätigkeit ist, kann man aus der großen Menge von Chromatinstücken ersehen, welche sich von den Schleifen ablösen. Von der ganzen Oberfläche der letzteren wandern kleine rundliche oder stäbchenförmige Chromatinpartikeln aus; letztere verleihen den Dotterkernelementen einen gezackten Rand. Nicht selten dürften sich auch ganze Stücke ablösen, welche sich rasch auflösen, indem sie simultan in Körnchen zerfallen.

In diesem Stadium weist der Kern eine gleichmäßige, feinwabige Struktur auf. In verschiedenen Richtungen verlaufen feinere und dickere Chromatinzüge, welche durch ihr intensives Färbungsvermögen aus ihrer Umgebung schärfer hervortreten. Dieselben befinden

sich offenbar in einer intensiven Tätigkeit, was man aus den vielen sich von ihnen ablösenden Chromatinkörnchen ersehen kann. Obwohl ich die Entstehung dieser Chromatinstränge nicht verfolgen konnte, halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß sie ihre Entstehung dem nach der Abschnürung des Dotterkerns übrigbleibenden Teile des Spirems zu verdanken haben; daher würde die Annahme kaum zutreffen, daß mit der Abschnürung des Dotterkerns bei diesem Tiere auch eine Sonderung des Idiochromatins vom Trophochromatin stattfindet und alles im Kerne verbleibende Chromatin bestimmt wäre, die Chromosomen der ersten Richtungsspindel zu liefern. Bei der Auflösung des Kerns geht, soweit ich verfolgen konnte, der größte Teil des Chromatins ins Plasma über, wo es weiteren Umwandlungen anheimfällt.

Im Anfang färbt sich der Nucleolus gleichmäßig und blaß, bald darauf treten in ihm immer mehr Vacuolen auf, welche sich in ihm gleichmäßig verteilen; die größeren von ihnen behalten mehr die Mitte; dadurch tritt eine Differenzierung in zwei Zonen ein; die innere färbt sich durch Chromatinfarbstoffe bedeutend stärker als die äußere (Fig. K, L); in einem späteren Stadium findet wieder eine Ausgleichung statt, indem sich jetzt der ganze Nucleolus überall gleich intensiv färbt; nachdem die größeren Vacuolen ebenfalls verschwunden sind, bekommt der Nucleolus eine feinwabige Struktur. In den mehr erwachsenen Stadien ist der Nucleolus von einem hellen Hofe umgrenzt, welcher eine weitwabige Struktur aufweist. Er deutet auf einen lebhaften Stoffaustausch zwischen Nucleolus und seiner Umgebung hin. Doch kann er auch durch eine ungenügende Fixierung hervorgerufen sein, was mir allerdings unwahrscheinlich zu sein scheint.

Textfig. K—L.



Euterpe acutifrons. Nucleolen. $^{2250}/_{1}$.

Am Ende des Eiwachstums erfolgt zuerst die Auflösung des Dotterkerns; er zerfällt in kleinere Stücke, welche sich ihrerseits rasch in Körnchen auflösen und überall im Plasma verteilen; bald darauf fängt auch der Kern selbst an, sich aufzulösen, wobei wir Bilder bekommen, die denjenigen von *Paracalanus* äußerst ähnlich sehen. Die Eiablage erfolgt, wie es scheint, vor der vollkommenen Auflösung des Kerns, da mir keine Eier begegnet sind, in denen die Richtungsspindel gebildet war.

IV. Allgemeiner Teil.

In meiner *Aggregata*-Arbeit habe ich die Auffassung entwickelt, daß im Leben einer Zelle sich eine Reihe von formativen Leistungen abspielt, welche uns 1. in Form von Verdauungssäften bei den Drüsenzellen, 2. in Form von histologischen Differenzierungen bei Muskeln, Nervenzellen, Bindesubstanzen, Knorpelsubstanz, Cystenhüllen, harten Skeletten usw., ferner 3. in Form von Reservestoffen — Dotter bei Metazoeneiern, Amylon, Paramylon usw. bei Protozoen — entgegentreten. Alle diese Differenzierungen der Zelle sind Umwandlungsprodukte des Chromatins, dessen Bildungsstätte im Kerne zu suchen ist. Ich brachte ferner die Struktur und die Größe des Kerns in Zusammenhang mit der Secretion der Zelle. Je stärker die secernierende Tätigkeit der Zelle ist, desto größer ist der Stoffwechselumsatz, d. h. desto größer ist die Chromatinmenge, die verbraucht wird; da alles Chromatin im Kerne gebildet wird, ist zur Beschaffung einer größeren Menge desselben auch ein größerer Kern nötig. Die Kernstruktur brachte ich ebenfalls in Zusammenhang mit dem lebhaften Stoffumsatz. Speziell in den Eiern kommt es in einer verhältnismäßig kurzen Zeit zur Bildung einer großen Menge von Reservenahrung, vornehmlich in Form von Dotter. Die Veränderungen, die sich am Kerne während des Eiwachstums abspielen, stehen in direktem Zusammenhange mit dieser Reservestoffproduktion.

Wir haben nun zu prüfen, inwieweit die in dem speziellen Teil dieser Abhandlung beschriebenen Beobachtungen diese Auffassung zu stützen geeignet sind. Ferner haben wir zu prüfen, inwieweit sie sich mit manchen andern Anschauungen über die physiologischen Prozesse der Zelle in Einklang bringen lassen und dadurch zu deren Unterstützung oder Widerlegung beitragen.

1. Chromidien und Dotterbildung.

Was die erste Hälfte meiner Auffassung anbelangt, so glaube ich, daß die Verhältnisse bei *Centropages Kröyeri* am geeignetsten sind, ihr eine solide Stütze zu geben: daher will ich sie bei meinen Erörterungen als Ausgangspunkt benutzen.

Durch die Größe der aus dem Kerne auswandernden Chromidien haben wir bei *Centrop. Kr.* unzweideutig feststellen können, daß die Auswanderung derselben gleich von Anfang an während des ganzen Wachstums des Eies ununterbrochen stattfindet, daß das Eiwachstum also einzig und allein eine Folge dieser Chromidienaus-

wanderung ist. Das erwachsene Ei müßte also nur mehr aus Chromidien bestehen; das ist aber durchaus nicht der Fall, wir sehen vielmehr, daß ein großer Teil der Chromidien eine weitgehende Umänderung erfahren hat; wir haben ferner konstatiert, daß alle diese Materialien samt den übrigen Chromidien sich am Ende des Eiwachstums in einer kurzen Zeit, ja man möchte sogar sagen, auf einmal, in Dotterkörner und Fetttropfen umformen; hier sind wir also gezwungen anzunehmen, daß die Substanz dieser Gebilde sich in den Reservestoff umwandelt.

Nun wollen wir prüfen, wie die Verhältnisse bei den übrigen Tieren stehen.

Von allen neueren Forschern wurde konstatiert, daß in dem Maße, wie die Dotterbildung vor sich geht, auch die Chromidien verschwinden. Daraus schloß man, daß letztere bei diesem wichtigen vegetativen Prozeß irgend eine Rolle zu spielen berufen sind. Man konnte sich jedoch keine Klarheit darüber verschaffen, in welcher Weise sie in die Dotterbildung eingreifen. Schütz, Van Bambecke und Van der Stricht haben behauptet, daß die Substanz der Chromidien direkt zur Bildung des Dotters verwendet wird; diese Ansicht wurde allerdings von den übrigen Forschern nicht geteilt.

Es wurde andrerseits angenommen, daß die Chromidien ein Degenerationsprodukt wären, welches aus der Zelle ausgestoßen wird. Eine solche Annahme ist mit Entschiedenheit zurückzuweisen, da keine Beobachtungen zu ihrem Gunsten angeführt werden können. Nach allen früheren Beobachtungen sowie nach meinen eigenen bei Copepoden müssen wir annehmen, daß diese Gebilde im Plasma verbleiben und bestimmte Umwandlungen eingehen.

Es bleibt also nichts andres übrig, als die für die Chromidien von *Centropages Kröyeri* gemachte Schlußfolgerung auch auf die Chromidien der übrigen Tiere auszudehnen und mit Van Bambecke und Van der Stricht anzunehmen, daß die Chromidien in den Eiern der Metazoen zur Dotterbildung verwendet werden.

Nach dieser Auffassung stellen also die Chromidien in dem wachsenden Ei ein Zwischenstadium in der Umwandlung des Chromatins zum Dotter dar. Bei einzelnen Chromidien ist diese Umwandlung mehr, bei andern weniger vorgeschritten; dementsprechend weisen sie auch ein verschiedenes Färbungsvermögen auf. Wir kennen sicher Fälle (*Aggregata*), wo die Chromatinumwandlung so weit gediehen ist, daß die Chromidien den Kern als Körper verlassen, die

sich nicht mehr färben. Solche nicht mehr färbbare Chromidien haben offenbar eine weite Verbreitung in secernierenden Zellen, insbesondere aber in wachsenden Eiern, und liefern die nötigen Materialien in ausreichender Menge.

Es sind nicht viele Fälle aus dem Tierreiche bekannt, wo die Chromatinauswanderung während des ganzen Eiwachstums in Form von größeren morphologisch bestimmten Gebilden vor sich geht; daher wurde sie übersehen. Bei vielen Tieren, dank dem Umstand, daß das Chromatin nur in manchen Stadien der Secretion eine bestimmte Form annimmt, wurde hingegen eine solche Auswanderung in gewissen Wachstumsstadien konstatiert; sie hat jedoch Anlaß zu unzutreffenden Deutungen gegeben. Auf diese kommen wir aber erst in einem späteren Kapitel zu sprechen. In vielen Fällen ist eine Auswanderung des Chromatins in Form von Chromidien überhaupt nicht zu konstatieren. Hier müßten wir also annehmen, daß die zur Dotterbildung nötigen Materialien überhaupt nicht vom Kerne. sondern von sonst wo anders bezogen werden. Eine solche Gesetzlosigkeit in der Physiologie der Zelle dürfte aber in Wirklichkeit kaum vorkommen. Vielmehr wird sie durch unsre unzureichenden Mittel, die auswandernden Stoffe festzustellen, vorgetäuscht.

Bei unsern Untersuchungen sind wir auf eine Anzahl Färbungsmittel angewiesen, die aber unzureichend sind, um den sich in der Zelle während der Secretion abspielenden Metabolismus in seiner ganzen Mannigfaltigkeit aufzudecken. Wir schreiben eine Bedeutung nur denjenigen Zellbestandteilen zu, welche durch die verschiedenen Farbstoffe unsrer Beobachtung zugänglich gemacht werden; sowie sie aber durch die Farbstoffe nicht tingiert werden können und noch dazu keine bestimmte Form aufweisen, existieren sie nicht für uns, oder wenn sie einmal wahrgenommen werden, schreibt man ihnen eine untergeordnete Bedeutung zu und schenkt ihnen infolgedessen eine äußerst geringe Aufmerksamkeit. Ich erinnere nur an die sogenannten Vacuolen, die man immer mit der Bemerkung abfertigt, daß sie von einer Flüssigkeit erfüllt sind, welche als Stoffwechselprodukt aufzufassen ist, dem keine Bedeutung in dem Leben der Zelle mehr zukommt. Bei *Aggregata* gelang es mir aber festzustellen, daß diese aus dem Kern ihre Entstehung nehmenden Vacuolen sich später in den Sporocysten zu Körpern umwandeln, welche sich mit E. H. weit stärker als der Kern selbst färben und ihrem Verhalten nach sicherlich als Reservestoffe anzusehen sind. Diese Vacuolen haben in dem Tierreiche eine weite Verbreitung — sowohl bei Proto-

zoen als auch bei Eizellen — manchmal nehmen sie weit den größten Teil der Zelle ein. Ich erwähne die Radiolarien, manche *Aggregata*, die Eier von *Myzostoma*, *Physa*, *Thysanozoon*, *Pholcus* usw. Bei dem letzterwähnten Tiere nehmen die Vacuolen mindestens $^2/_3$ des Eiraumes ein; Stoffwechselprodukte ohne jede Bedeutung können sie also nicht sein! Sicherlich hat ihr Inhalt eine reservestoffähnliche Funktion zu erfüllen.

Es ist also das Nächstliegende, daß das Chromatin sich bei der Auswanderung aus dem Kerne in Stoffe umwandelt, welche sich durch die gebräuchlichen Färbstoffe nicht tingieren und erst beim Übertritt ins Plasma, nachdem sie weitere Umänderungen in ihrer Konstitution erfahren haben, sich von neuem zu färben anfangen.

Für diese Auffassung sprechen besonders die Beobachtungen, die man an Nucleolen so oft gemacht hat. Von einer großen Anzahl Forscher wurde in den verschiedensten Zellen des tierischen Körpers eine Auswanderung von Vacuolen aus dem Nucleolus beschrieben, bei denen alle wünschenswerten Abstufungen — von solchen, die sich gegen Farbstoffe vollkommen indifferent verhalten, zu solchen, die sich genau so wie Nucleolen färben — festgestellt werden konnten. Ich erwähne hier die von Vigier bei den Hautdrüsen von *Triton* beschriebene Auswanderung von Vacuolen aus den Nucleolen; dabei verwandeln sie sich beim Verlassen des Nucleolus in Secretgranula; bei den Eiern von *Plathemis* sind die auswandernden Vacuolen (Mc-Gill 07) ein wenig färbbarer und haben, nachdem sie in den Kern übergetreten sind, das Aussehen von Nucleolen. Bei *Aggregata* habe ich festgestellt, daß bei der sogenannten Knospung des Karyosoms sich der Inhalt der Knospe zuerst äußerst schwach färbt; erst im Laufe ihres Wachstums fängt dieselbe an, sich immer stärker zu tingieren, bis sie schließlich beinahe dasselbe Färbungsvermögen erlangt wie das Mutterkaryosom. Ich habe damals auf die Ähnlichkeit aufmerksam gemacht, welche zwischen der Bildung dieser Vacuolen und der Knospung des Karyosoms bei den meisten *Aggregata*-Arten besteht. Es handelt sich offenbar in allen Fällen um die Auswanderung der durch die Umwandlung des Chromatins entstandenen Stoffe aus dem Karyosom bzw. Nucleolus, welche infolge der mehr oder minder weitgehenden Umwandlungen weitgehende Differenzen in dem Färbungsvermögen zutage treten lassen. In bezug auf ihre Größe weisen die aus den Nucleolen auswandernden Vacuolen alle möglichen Abstufungen auf. Daß aber nur in den Fällen, wo ihre Größe ansehnlich ist, ihre Auswanderung von den Forschern kon-

statiert worden ist, ist leicht begreiflich. Ein Inhaltsaustritt aus den Nucleolen findet ganz sicher auch in solchen Fällen, wo keine Vacuolen beobachtet werden konnten, statt; hier erfolgt die Auswanderung offenbar in Form von vielen ganz kleinen Bläschen, deren Feststellung infolge ihrer Farblosigkeit noch mehr erschwert wird. Kurz, wir sind der Ansicht, daß es auch farblose Chromidien gibt.

2. Kernstruktur und Zellfunktion.

Durch die vorhergehenden Ausführungen haben wir festgestellt, daß der Kern mit der Bildung der zur Dotterproduktion nötigen Materialien betraut ist. Unsre zweite These lautete, daß die Kernstruktur und Größe in Zusammenhang mit dieser Tätigkeit zu bringen ist.

Bereits von seinen ersten Entdeckern wurde der Dotterkern in Zusammenhang mit der Dotterbildung gebracht; es wurde sogar behauptet, daß seine Substanz sich direkt in Dotter umwandele (Schütz, Van Bambecke, Van der Stricht usw.). Aus meinen Ausführungen in dem speziellen Teil dieser Studie geht ohne jeden Zweifel hervor, daß die zur Dotterbildung nötige Substanz vom Dotterkern geliefert wird. Letzterer beherrscht also den allergrößten Teil der secernierenden Tätigkeit der Eizelle. Wenn meine vorhin entwickelte Auffassung von dem Zusammenhang, welcher zwischen Funktion und Struktur des Zellkerns existiert, richtig sein soll, so müßte sich im Kerne von *Paracalanus*, nachdem die das Spezifische der Eizelle ausmachende secretorische Tätigkeit nicht von dem Kern, sondern von einem anderen Gebilde verrichtet wird, eine sehr weitgehende Abweichung in bezug auf seine Struktur zeigen. Diese Voraussetzung trifft in der Tat vollkommen zu. Während des ganzen Eiwachstums weist der Kern eine äußerst einfache Struktur auf; außerdem bleibt er im Verhältnis zu dem Plasma weit an Größe zurück.

In vollem Gegensatz dazu steht die Struktur des Eikerns von *Centropages Kröyeri* und *typicus*. Hier wird kein Dotterkern gebildet; die ganze secernierende Tätigkeit der Zelle wird daher allein vom Kerne selbst beherrscht. In der Tat ist auch seine Struktur äußerst mannigfaltig; dieser Reichtum an Kernfiguren ist während des ganzen Wachstums zu konstatieren. Bei diesen Tieren haben wir festgestellt, daß das Spirem in einzelne Stücke zerfällt, welche mit der Kernvergrößerung Schritt haltend immer mehr an Größe zunehmen, wobei sie ständig in kleinere Stücke zerfallen. Wir bekommen schließlich auf diese Weise Stadien, in denen das im Kerne vorhandene Chro-

matin — abgesehen von demjenigen, welches in Form von Chromiden auswanderte — auf das Tausendfache das Ursprüngliche d. h. den Spiremfaden übertrifft.

Genau dieselben Verhältnisse sind uns auch bei *Paracalanus* gegeben; mit dem Unterschiede nur, daß hier der mit der Ausarbeitung des Trophochromatins (Chromidien) betraute Kernteil nicht mehr im Kerne selbst verbleibt, sondern aus ihm auswandert und im Plasma als Dotterkern seine Entfaltung erlangt. Stellen wir uns vor, daß der Dotterkern nicht auswandert; wenn nun dieses boaförmige Gebilde sich im Kerne selbst in verschiedene Richtungen schlängelt, so würden wir ganz dieselbe Kernstruktur bekommen wie bei *Centropages*; ich brauche kaum noch einmal hervorzuheben, daß auch der Dotterkern aus dem Spirem seine Entstehung nimmt.

Aus dieser Gegenüberstellung kommen wir also zum Schluß, daß die während des Eiwachstums auftretende verschiedene Kernstruktur im Zusammenhang mit der Produktion der zur Bildung des Dotters nötigen Substanz (Chromatin) steht.

In meiner *Aggregata*-Arbeit nahm ich an, daß die Elaboration des Trophochromatins zum allergrößten Teil in den Nucleolen bzw. in dem Karyosom erfolgt. Nach den soeben bei den Copepoden gemachten Beobachtungen muß ich gestehen, daß sich der Nucleolus bei diesen Tieren äußerst schwach an der vegetativen Tätigkeit der Zelle beteiligt. Wie es scheint, fällt die Bildung des auswandernden Chromatins fast ausschließlich dem im Kerne selbst zerstreuten Chromatin zu. Im Gegensatz zu den Protozoen beteiligt sich also bei den meisten Metazoen während des Eiwachstums das im Kerne zerstreute Chromatin sehr stark an der Produktion der Chromidien, wodurch auch die komplizierten Kernstrukturen zu erklären sind, welche bei den verschiedenen Tiergruppen beschrieben wurden. Ich erinnere an die Untersuchungen von Carnoy et Lebrun über Amphibien, von Sonnenbrot (08) über das Eiwachstum des Huhnes; doch dürfte sich in vielen Fällen auch der Nucleolus an diesem Prozesse beteiligen; besonders in solchen Fällen, wo er eine bedeutende Größe erreicht und eine komplizierte Struktur annimmt, so z. B. bei *Plathemis anax.* nach Mc.-Gill (07) bei *Cyclops strenuus* nach Lerat (05); auch bei Amphibien, ferner bei *Cucumaria* (nach unveröffentlichten Untersuchungen) usw.

Es wäre nun die Frage aufzuwerfen, gibt es denn einen prinzipiellen Unterschied zwischen Dotterkern und Chromidien d. h. um vorderhand bei konkreten Fällen zu bleiben, zwischen dem Dotterkern von

Paracalanus und den Chromidien von *Centropages Kröyeri?* In diesem speziellen Falle glaube ich, einen Unterschied darin erblicken zu müssen, daß der Dotterkern wächst und Chromatin produziert, welches sich als kleine Körnchen während des Eiwachstums von ihm ablöst; die Chromidien selbst produzieren, wie es scheint, kein Chromatin. Sobald sie ins Plasma gelangen, fallen sie der Auflösung anheim; sie entsprechen also den Chromatinkörnchen, welche sich vom Dotterkern ablösen. Streng prinzipiell ist eigentlich kein Unterschied vorhanden, da sich der Dotterkern am Ende der vegetativen Tätigkeit selbst als Chromidium verhält und in kleine Körnchen zerfällt.

Sicherlich dürften auch Fälle vorkommen, wo die Chromidien, nachdem sie aus dem Kern ausgewandert sind, an Größe zunehmen, indem sie, obwohl in begrenztem Maße, selbst Chromatin produzieren. Diese Eigenschaft besitzen vielleicht die Pseudochromosomen in den Eiern der Säugetiere (Van der Stricht) und von *Paludina* (Popoff), welche, nachdem sie ins Plasma übergetreten sind, längere Zeit erhalten bleiben; sie können verschiedene Gestalt annehmen und sich zu einem sogenannten Nebenkerne vereinigen.

Nach diesen Befunden, glaube ich, sind wir zu der Schlußfolgerung berechtigt, daß kein prinzipieller Unterschied darin zu suchen ist, ob die Chromatinbildung im Kerne selbst oder außerhalb desselben — im Protoplasma — sich vollzieht; in den beiden Fällen wird derselbe Effekt erzielt — die Produktion der zur Bildung der verschiedenen Zellbestandteile nötigen Substanz. Die außerhalb des Kerns erfolgende Chromatinproduktion dürfte eine weitere Verbreitung haben. Einen solchen Fall stellen, wie es scheint, die Mitochondrien während der Spermatogenese verschiedener Tiere dar. Dieselben sollen bereits in den ganz jungen Spermatocyten als kleine Körnchen vorhanden sein; später nehmen sie bedeutend an Menge zu, ohne daß man dabei eine Auswanderung aus dem Kerne konstatieren könnte. Offenbar fällt ihnen die Rolle zu, einen Teil der von außen aufgenommenen Nahrung in Chromidien umzuarbeiten. Ich erwähne schließlich noch das Centriol.

Nach diesem Sachverhalt scheint die von verschiedenen Seiten gemachte Annahme, daß der Kern bei manchen einzelligen Tieren vorübergehend oder dauernd von Chromidien vertreten werden kann, sehr an Boden zu gewinnen.

In dem speziellen Teil haben wir gesehen, daß bei *Paracalanus* wenigstens der größte Teil des Spirems aus dem Kern auswandert und zu Dotterkern wird; bei *Centropages* bleibt es zwar im Kerne, nach allen Umwandlungen, die seine Bestandteile während des Eiwachstums bis

zur Richtungskörperbildung erfahren, müssen wir aber annehmen, daß es nicht das Spirem ist — wenigstens in seiner Gesamtheit nicht —, welches die Chromosomen der ersten Richtungsspindel liefert. Wir haben ferner gesehen, daß bei *Paracalanus* und streng genommen auch bei *Centropages* die Synapsis ausfällt. Bei der Erörterung der mit der Vererbung, Chromosomenkonjugation und Chromosomenindividualität verbundenen Fragen hat man aber gerade diesen Stadien und Gebilden einen äußerst großen Wert beigelegt.

Wie bekannt, treten fast überall bei der Richtungsspindelbildung die Chromosomen in den meisten Fällen in Form von Tetraden auf, dabei halb so viel an Zahl, als die Chromosomen für gewöhnlich im Körper sind. Man gibt jeder Tetrade den Wert eines doppelten Chromosoms, welches durch Kopulation von zweien entstanden ist. Diese Konjugation der Chromosomen wird in die Synapsis verlegt. Die Anhänger der parallelen Konjugation nehmen an, daß sich je zwei homologe Chromosomen in diesem Stadium aufsuchen, sich parallel aneinanderlegen und vorübergehend oder dauernd vollkommen miteinander verschmelzen, so daß bei der Ausstoßung des ersten bzw. des zweiten Richtungskörperchens ganze Chromosomen auseinanderweichen. Diese Art von Konjugation wurde zuerst von Winiwarter beschrieben und von einer ganzen Anzahl Forscher zu beweisen gesucht, (Jansen [05], Schreiner [06, 07], Lerat [05] usw.). In neuster Zeit wird diese Art von Chromosomenkonjugation von manchen Autoren vollkommen verworfen (Meves, Fick 07, 08), von andern zum mindesten als nicht bewiesen betrachtet (Goldschmidt 08). In der letzten Zeit mehren sich hingegen immer mehr die Angaben, denen zufolge das Spirem sich nur in die halbe Zahl der Segmente zerlegt; letztere bestehen aus je zwei Chromosomen, welche an ihren Enden durch eine achromatische Brücke miteinander verbunden sind, so daß bei der ersten Richtungsspindel sich die Chromosomen parallel der Spindelachse stellen und eine Teilung nach dem Querspalt erfolgt (Montgomery, Blackmann, Zweiger, Wassileff, Popoff; Goldschmidt usw). Diese Art von Tetradenbildung wurde zuerst bei *Ophryotrocha* (Korschelt) und Copepoden (von Rath, Rückert, Häcker) festgestellt, von Lerat (05), Deton (06) und A. und K. Schreiner (06) in neuster Zeit angezweifelt.

Betrachten wir nun die von mir dargestellten Verhältnisse näher. Das von mir als Synapsis bezeichnete Stadium bei *Centropages* kam in der Weise zustande, daß durch eine Chromatinanreicherung ein Chromatingerüst hervorgerufen wurde, dessen Balken miteinander

verbunden sind. Von dem Auftreten eines dünnen Fadens ist also keine Spur zu konstatieren, folglich kommt es auch zu keiner Differenzierung von Chromosomen; die einzelnen Balken können nicht den Wert von solchen haben. Ja, wenn wir sogar zulassen würden, daß sie in Wirklichkeit den Wert von Chromosomen hätten, so stimme ich Meves ('08) vollkommen bei, daß es unmöglich ist, uns vorzustellen, wie denn bei diesen Verhältnissen die Wanderung der homologen Chromosomen erfolgen kann, um miteinander zu konjugieren; mechanisch ist dies eine Unmöglichkeit.

Das Wahrscheinlichste ist, daß der dicke Faden (Spirem), den wir unmittelbar nach der Synapsis zu sehen bekommen, dadurch zustande kommt, daß die die stärkeren Balken miteinander verbindenden Anastomosomen verschwinden, indem sie von den Balken einbezogen werden. Nach der andern Meinung braucht der Faden in die halbe Zahl von Segmenten zu zerfallen, um die doppelwertigen Chromosomen zustande zu bringen. Die Beobachtung gibt uns aber auch für diese Annahme keine Anhaltspunkte; sie spricht sogar dagegen. Wir haben gesehen, daß das Spirem bei *Paracalanus* in eine größere Anzahl von Stücken zerfällt, von welchen, wenn nicht alle, doch wenigstens eine größere Zahl in das Plasma übertritt. Das Spirem in seiner Gesamtheit kann sich also überhaupt nicht an der Bildung der Richtungsspindelchromosomen beteiligen. Bei *Centropages* verbleibt zwar das Spirem, nachdem es in Stücke zerfällt, auch weiter im Kerne: im Laufe des Eiwachstums erfährt das aus ihm entstandene Chromatin eine Reihe von Umänderungen, wächst ins Tausendfache heran und einzelne Teile schnüren sich von ihm ab, um ins Plasma überzutreten, bis schließlich bei der Bildung der ersten Richtungsspindel der ganze Kern einer Auflösung anheimfällt. Es wäre zu gewagt anzunehmen, daß nach so vielen Veränderungen und nach der Ausstoßung von so vielem Chromatin sich das Spirem oder die durch seinen Zerfall entstandenen Segmente ganz genau in derselben Form und Konstitution herausschälen, um die Chromosomen der ersten Spindel zu liefern.

Ein Vergleich zwischen den Chromosomen der ersten Richtungsspindel und dem Spirem läßt außerdem ohne jeden Zweifel erkennen, daß die ersteren an Masse nur einen Bruchteil vom Spirem ausmachen. Wir müßten also, falls wir die Chromosomen direkt vom Spirem ableiten wollen, einen großen Verlust an Chromatin annehmen. Wie sich aber diese Chromatinabstoßung vollzieht, ohne daß die Komponenten der doppelwertigen Chromosomen in ihrem physiologischen

und morphologischen Werte nicht darunter leiden würden, entzieht sich gänzlich unsrer Vorstellung.

Es ist auffallend, daß man dieser Erscheinung bis jetzt keine Aufmerksamkeit geschenkt hat. Aus einem Vergleich der Abbildungen der verschiedenen sich mit diesem Gegenstande befassenden Arbeiten geht fast überall deutlich hervor, daß die Chromosomen der ersten Richtungsspindel weit geringer an Masse sind als das Spirem selbst; es muß also überall ein großer Verlust an Chromatin stattfinden. VEJDOVSKÝ hat in seiner letzten Arbeit das Anwachsen und die »Diminution« der Chromosomen verfolgt. Bei *Fridericia* nehmen die Chromosomen während des Eiwachstums einen bedeutenden Umfang an, um nachher durch Bildung einer größeren Anzahl von »sekundären Nucleolen« auf ihre ursprüngliche Größe zurückgeführt zu werden; während des ganzen Eiwachstums verlieren jedoch die einmal aus dem Spirem entstandenen Chromosomen nirgends ihre Individualität.

Auch die übrigen Forscher leiten die Richtungsspindel der Chromosomen vom Spiremfaden ab. Meine Befunde können diese Beobachtungen nicht bestätigen. Ob es sich aber hier um eine Ausnahme handelt, oder ob wir dieser Erscheinung eine allgemeinere Bedeutung zuschreiben dürfen, wage ich nicht zu entscheiden. Immerhin ist es sehr wahrscheinlich, daß nicht allein bei meinen Objekten, sondern vielleicht in allen andern Fällen ein Teil des Spirems zu trophischen Zwecken verwendet wird. Diesem Teil hat man zu verdanken, daß der Kern während des Eiwachstums so stark an Größe wachsen und verschiedene Strukturumänderungen erfahren kann. Es findet, wie es scheint, hier die Bildung des trophischen Kernes statt, wofür ein großer Teil des Spirems verwendet wird; der übrige Teil dürfte sich während des ganzen Eiwachstums passiv verhalten, um erst am Ende der secretorischen Tätigkeit der Zelle wieder in Tätigkeit zu treten.

Daher halte ich die Annahme GOLDSCHMIDTS (04, 08) für die wahrscheinlichste, daß die Synapsis im Zusammenhang mit der Herausarbeitung der Vererbungssubstanz durch Trennung des Idiochromatins vom Trophochromatin steht. Viel lieber möchte ich aber sagen, daß in diesem Stadium die Prozesse sich abspielen, welche die Schaffung des trophischen Kernes durch das Idiochromatin herbeiführen. In der Tat haben wir auch bereits Beobachtungen gewonnen, welche zugunsten dieser Annahme sprechen. BONNEVIE (06) hat bei *Enteroxenos* beobachtet, daß die durch den Zerfall des Spirems ent-

standenen Schleifen sich mit ihren Enden zur Bildung des Nucleolus vereinigen. Die freien Enden der Schleifen lösen sich dann vom Nucleolus ab. Diese Beobachtung hat VEJDOVSKÝ bei den Enchythreiden bestätigt. Zu derselben Schlußfolgerung kam ich bei meinen Beobachtungen an *Holothuria tubulosa*, bevor ich noch von den Angaben BONNEVIES und VEJDOVSKÝS Kenntnis genommen hatte. Ganz dasselbe Prinzip haben wir auch bei *Centropages* und *Paracalanus* obwaltend, nur in einer etwas andern Form ausgedrückt. Offenbar wird der Nucleolus des Oo- und Spermatocytenkernes überall neu geschaffen, der Nucleolus des Spermatogonien- und Oogonienkernes dürfte hingegen verschwinden. —

Allerdings muß ich hervorheben, daß eine Nucleolenbildung bei vielen Formen während des Eiwachstums mehrfach vor sich gehen kann, und zwar wiederum aus den idiochromatischen Chromosomen, Enchythreiden (VEJDOVSKÝ (07); ferner Amphibien; *Cucumaria* nach eigenen Untersuchungen) usw. Dies spricht aber nicht gegen die erste Annahme.

3. Geschlechtszellen und Depressionszustände in den Zellen.

Da von mehreren Forschern die Kernstruktur des wachsenden Eies in Zusammenhang mit den Depressionszuständen, welche von Zeit zu Zeit in der Zelle wiederkehren sollen, gebracht wird, so mag diese Hypothese auf Grund der bei Copepoden gemachten Beobachtungen hier ihre Besprechung finden. In kurzen Worten soll ihr die Lehre von der Kernplasmarelation vorausgeschickt werden.

R. HERTWIG nimmt an, daß für die normale Funktion einer Zelle ein bestimmtes Größenverhältnis zwischen Kernmasse und Plasmamasse existieren muß, das er als Kernplasmarelation bezeichnet. Sowie sich dieses Verhältnis zugunsten des einen oder des andern verschoben hat, gerät die Zelle in einen Depressionszustand, in welchem die Lebensprozesse sich nicht mehr normal abspielen können. Um die normalen Verhältnisse wiederherzustellen, muß der Depressionszustand aufgehoben werden, indem die Kernplasmarelation wiederhergestellt wird.

Es wurde bereits von vielen Autoren festgestellt, daß bei künstlicher Züchtung von Protozoen Perioden lebhafter Funktion (Vermehrung) mit Depressionszuständen abwechseln; bei letzteren kommen die Lebensfunktionen — Nahrungsaufnahme, Assimilation und Teilung

— zum Stillstande. Nach den Untersuchungen POPOFFS bei *Paramaecium* und *Stilonychia* zeigen die in Depression sich befindenden Tiere auffallende Veränderungen am Kernapparat; der Makronucleus nimmt auffallend an Größe zu und verliert seine regelmäßige Gestalt, indem er eine gelappte Form annimmt. Andrerseits stellen sich auch am übrigen Körper des Tieres weitgehende Veränderungen ein. Im Laufe der Kultur werden die Depressionen immer stärker und führen zur völligen Erschöpfung und Aussterben der Kultur. Nach jeder Depression erholen sich die Tiere für gewöhnlich wieder, indem ein Teil des Kernes resorbiert wird. Die Resorption wird durch die Zerstückelung des Kernes oder durch eine direkte Chromatinausstoßung aus demselben in das umliegende Plasma erleichtert. Der Trieb der Konjugation tritt nur während Perioden starker Depression ein. Ausgehend von diesen Feststellungen will der Autor auch im Leben der Metazoenzelle, insbesondere in den Geschlechtszellen, Perioden lebhafter Funktion mit Depressionszuständen abwechseln wissen.

Unsre Ansicht über die Kernplasmarelation sowie über die Ursachen und das Vorkommen der Depressionszustände haben wir in unsrer *Aggregata*-Arbeit geäußert und möchten uns hier damit begnügen, auf dort gemachte Ausführungen hinzuweisen. Hinzufügen möchten wir nur noch, daß ENRIQUES (07, 08) in seinen Abhandlungen, obwohl er sich den Lebenslauf der Protozoen nicht als eine gerade Linie vorstellt, die Depressionszustände gänzlich zurückweist. Die sich wellenförmig äußernden Schwankungen im Leben eines Protisten führt er auf unregelmäßige Einflüsse der Umgebung zurück. Das unvermeidliche Aussterben einer Kultur, das bei einer Verhinderung der Konjugation eintreten soll, führt er auf vor allem durch die Bakterien verursachte Vergiftungen zurück. Wenn man die nötigen Vorkehrungen trifft, daß keine Vergiftungen eintreten, dann vermehren sich die Infusorien bis ins Unendliche, gleichgültig ob eine Befruchtung stattfindet oder nicht.

Nach diesem Sachverhalt müssen wir die Hypothese, daß im Leben eines Protozoon Perioden lebhafter Funktion mit Depressionszuständen abwechseln, als noch nicht bewiesen betrachten. Nun wollen wir jetzt sehen, wie sich die bei den Geschlechtszellen gewonnenen Beobachtungen mit dieser Hypothese in Einklang bringen lassen.

Wie bereits erwähnt, hat zuerst R. HERTWIG als erster die Idee ausgesprochen, daß auch in den Geschlechtszellen Depressionen vorkommen und daß nicht die gesündesten Zellen im Organismus es

sind, welche eine Befruchtung eingehen; diese Idee wurde von Popoff aufgenommen und in seinen Arbeiten: »Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen« (07); »Experimentelle Zellstudien« weiter ausgeführt. Derselben haben sich auch Wassilieff (07) und Marcus (08) angeschlossen; Vejdovský läßt auch die Depressionszustände in der Entwicklung der Geschlechtszellen zu. Man hat in den bisherigen spermio- und oogenetischen Studien die stiefmütterliche Behandlung der Vermehrungsperiode der Geschlechtszellen bemängelt, und man versprach sich, bei einer gründlicheren Erforschung derselben ebenfalls wie bei den Protozoen wellenförmig verlaufende Depressionen aufdecken zu können.

Bei der Beurteilung, ob sich eine Zelle in einem Depressionszustand befindet, läßt man sich von der Größe des Plasmas und des Kernes und von der Form des letzteren sowie von der Stärke der voransgegangenen vegetativen Tätigkeit leiten.

Die entwicklungsgeschichtlichen Studien haben übereinstimmend festgestellt, daß die Sonderung der Geschlechtszellen von dem somatischen Teil in den allerjüngsten Embryonalstadien erfolgt und daß sie in keine Gewebsverbände eintreten; sie sondern sich als Urgeschlechtszellen ab und verbleiben in einem latenten Zustande, bis der Körper sich so weit entwickelt hat, daß er für ihre Ernährung sorgen kann. Durch das Ausbleiben von Spezialisierungen bewahren sie eine Reihe von Charakteren auf, welche uns zwingen, sie mit den einzelligen Tieren zu vergleichen und sie gleichfalls als parasitische Protozoen anzusehen (Moroff 08). Wir können annehmen, daß die vegetative Tätigkeit des übrigen Körpers nicht von einem Einfluß auf die Funktionsfähigkeit der Geschlechtszellen sein kann. Die eigene Vermehrung der letzteren kann allein als das einzige Moment angesehen werden, das man bei der Beurteilung des Funktionszustandes dieser Zellen zu berücksichtigen braucht. Es gibt im Tierreich selten so günstige Verhältnisse, wie sie bei den Copepoden vorhanden sind, wo man die Entwicklung der Geschlechtszellen (Geschlechtsdrüse) so leicht und klar verfolgen kann. Vor allem müssen wir hervorheben, daß bei den Geschlechtszellen der Copepoden die Vorbedingungen für einen Depressionszustand nicht vorhanden sind. Sobald das Soma sich genügend entwickelt hat, geraten die Urgeschlechtszellen in Vermehrung; kaum haben sie sich aber fünf bis sechsmal geteilt, so findet bereits die Differenzierung der Oocyten statt. Es fehlt also die genügend starke vegetative Tätigkeit, der zufolge der Depressionszustand eintreten soll.

Wir müßten also annehmen, daß die das Eiwachstum auslösende Depression in den Geschlechtszellen der Copepoden eintritt, ohne daß vorher eine angestrengte vegetative (Vermehrungs-) Tätigkeit stattgefunden hat. Es liegen uns außerdem auch keine Anzeichen vor, woraus wir schließen könnten, daß sich die Zellen an der Grenze der Vermehrungsperiode in einer Depression befänden. Denn wir sehen, daß in der ganzen Vermehrungszone »die Zellen« aus einem großen Kern bestehen und um ihn herum eine äußerst dünne Schicht — der Zelleib — vorhanden ist. Wenn also überhaupt ein Mißverhältnis zwischen Kern- und Plasmagröße existieren sollte, so müßte es zu ungunsten der letzteren ausfallen. Es braucht also in dem Synapsisstadium kein mißlingender Anlauf zur Kernteilung stattzufinden, um den Anstoß zu dem Eiwachstum zu geben[1]).

Es wird ferner angenommen, daß die gestörte Kernplasmarelation in der Weise hergestellt wird, daß eine bestimmte Menge von Chromatin in Form von Chromidien aus dem Kerne herauswandert. Überall also, wo eine Auswanderung von Chromidien stattfindet, muß ein Depressionszustand vorliegen. Wir haben in unsrer *Aggregata*-Arbeit den Beweis geführt, daß die Prämisse zu dieser Annahme unzutreffend ist, daß die Auswanderung von Chromidien nicht bei Depressionszuständen, sondern umgekehrt in Funktionszuständen der Zelle erfolgt. Wir wollen jedoch für den Augenblick zulassen, daß die Chromidienauswanderung ein gutes Zeichen für Depressionszustände der Zelle ist. Da dieselben nur von Zeit zu Zeit wiederkehrende Erscheinungen sind, müßte auch die Chromidienauswanderung in bestimmten mit der Depression zusammenfallenden Etappen erfolgen. Dem ist aber nicht so. In der ganzen Vermehrungsperiode findet bei *Paracalanus* und *Centropages* eine gleichmäßige Auswanderung von Chromidien statt. Ferner hat Popoff selbst bei *Paludina* festgestellt, daß die Chromidien während des Eiwachstums verbraucht werden und ständig durch neue,

[1]) Bekanntlich haben Woltereck, Hertwig, Popoff, Wassilieff, Marcus usw. die Ansicht ausgesprochen, daß die Zelle in der Synapsis einen Anlauf zur Teilung macht, welcher mißlingt; da die Chromatinmenge aber auf das Doppelte herangewachsen ist, muß dementsprechend auch das Plasma wachsen, wodurch das Eiwachstum verursacht wird. Ich muß dazu bemerken, daß wir keine zwingenden Gründe zu einer solchen Deutung der betreffenden Stadien haben. Bei *Paracalanus* findet, wie es scheint, keine Spaltung des Spirems statt. Man muß ferner hier nicht außer Acht lassen, daß man durch eine solche Betrachtungsweise den Fehler begeht, eine Hypothese durch eine andre zu stützen.

aus dem Kerne heraustretende ersetzt werden. In seinen späteren Arbeiten läßt er zweimal den Depressionszustand in der wachsenden Oocyte bei *Paludina* wiederkehren, bei dem auch die Auswanderung der Chromidien erfolgen soll. Offenbar hat er sich durch erneute Untersuchungen veranlaßt gesehen, seine ersten Angaben zu berichtigen. Wie man aber aus dem speziellen Teil dieser Abhandlung ersieht, bin ich durch die Verhältnisse bei *Centropages Kröyeri* in der Lage, seine ersten Angaben mit Bestimmtheit zu bestätigen, nämlich, daß die Chromidienauswanderung ununterbrochen während des ganzen Eiwachstums stattfindet. Sie kann also in keiner Weise als ein Zeichen von einem in der Zelle existierenden Depressionszustand angesehen werden, da man sonst annehmen müßte, daß sich das wachsende Ei andauernd in diesem anormalen Zustande befände.

Durch die öfter wiederkehrenden Depressionszustände verliert schließlich die Zelle nach Marcus und vor allem nach Popoff die Fähigkeit, normal zu funktionieren, und in der zweiten Hälfte des Eiwachstums kann die von außen aufgenommene Nahrung nicht mehr in eine höhere synthetische Stufe übergeführt werden, d. h. die Synthese des Nahrungsmaterials kann nicht mehr zur Plasmabildung gebracht werden. Die Nahrung bleibt infolgedessen als eine synthetisch niedrigere organische Gruppe im Zellplasma eingelagert. Als solche niedere synthetische Stufe der lebenden Substanz sehen sie die Dotterstoffe, die Fette, die Glykogene usw. an. Die Dotterbildung zeugt also von einer gelähmten Tätigkeit der Zelle. Meine chemischen Kenntnisse sind viel zu unzureichend, um mich darüber aussprechen zu können, welche organischen Verbindungen eine höhere, welche eine niederere synthetische Stufe darstellen; darüber haben die Chemiker das Wort. Ich möchte nur bemerken, daß die Dotterbildung bei meinen Objekten erst nach dem Abschluß des Eiwachstums erfolgt. Der Dotter wird aus den verschiedenen Zelleinschlüssen gebildet; es dürften dazu auch solche Materialien verwendet werden, welche sich vorher in einer »höheren synthetischen Stufe der organischen Substanz« befanden. Da ferner Chromidienauswanderung überall stattfindet, wo eine vegetative Tätigkeit vor sich geht, müßte man nach einer solchen Anschauungsweise auch die Secrete, die Muskel- und die Nervensubstanz usw. als eine synthetisch niedrigere organische Gruppe erklären.

Es sollen ferner in den schweren Depressionszuständen der Zelle sehr viele Eier zugrunde gehen. Dieser Erscheinung schreibt Popoff eine große Beweiskraft für die Existenz des Depressionszustandes

zu. Wenn dem so wäre, so müßte diese Erscheinung überall in der Oogenese zu konstatieren sein. Ich hebe aber ausdrücklich hervor, daß ich bei Copepoden niemals in den Ovarien krankhafte, degenerierende Eier sehen konnte. Nur bei *Centropages typicus* habe ich in einem Fange in den meisten Ovarien alle erwachsenen Eier in einem Zerfallzustande angetroffen. Diese Erscheinung dürfte aber eine Folge von einem pathologischen Zustande des ganzen Organismus sein. Denn es waren sehr viele Tiere vorher aus mir unbekannten Gründen von selbst gestorben, was man aus den in verschiedenem Verwesungszustande sich befindenden Exemplaren schließen mußte. Die Ovarien, welche aus gesunden Tieren stammten, wiesen ausnahmslos gesunde Eier auf. Kernteilungen mitten in der Wachstumszone sind mir ebenfalls niemals begegnet.

Aus diesen Ausführungen können wir entnehmen, daß uns die Verhältnisse bei marinen Copepoden keine Stütze zugunsten der vorhin erörterten Hypothese geben; vielmehr sprechen sie gegen dieselbe.

4. Kernteilung und Vierergruppen.

Eine weitverbreitete Erscheinung bei der Bildung der ersten Richtungsspindel ist das Auftreten der Chromosomen in Form von Tetraden. Nach den übereinstimmenden Angaben ziemlich aller Autoren besitzt jede Tetrade den Wert von Doppelchromosomen. Sie besteht aus zwei hintereinandergelegenen Chromosomen, welche der Länge nach gespalten sind. Ihr Erscheinen wurde mit der von Weismann postulierten Reduktion der Chromosomen in Verbindung gebracht. Die beiden die Richtungskörper herbeiführenden Teilungen des Kerns verlaufen so schnell, daß eine Vermehrung der Chromatinsubstanz unterbleibt; dadurch kommt es während der einen der beiden Teilungen unbedingt zur Trennung ganzer Chromosomen. Aus diesem Grunde und aus dem Umstande, daß die Tetradenbildung zuerst nur bei den Geschlechtszellen beobachtet wurde, hat man diese Erscheinung mit dem Vererbungsproblem verquickt.

In der letzten Zeit hat man aber eine ganze Reihe von Beobachtungen gemacht, denen zufolge die Tetraden auch in somatischen Zellen vorkommen; in diesem Falle können sie absolut nichts mit dem Vererbungsproblem zu tun haben.

Die Tetradenbildung wurde in den meisten Fällen in solchen Zellen beobachtet, welche durch Eingriffe von Chemikalien in ihrer Funktion beeinflußt werden: strychnisierte Seeigeleier Hertwig (96), chloralisierte Wurzelspitzen von der Zwiebel Nemec (04). Schiller (07)

hat bei verschiedenen *Cyclops*-Arten durch Einwirkung von Äther und Chloroform die fraglichen Figuren ebenfalls hervorgebracht. Ferner wurden sie auch in verschiedenen somatischen Zellen beobachtet, welche zuerst keiner vorhergehenden Behandlung durch Chemikalien unterzogen wurden: bei *Cyclops* von HÄCKER (00), Amphibien von P. DELLA VALLE (06); bei *Thymus*-Drüsen von MARCUS (08); bei *Paludina* von POPOFF (08 b).

Die Tetradenbildung wurde von einer ganzen Reihe von Autoren auch während der Wachstumsperiode der Geschlechtszellen beobachtet, so WINIWARTER (01), POPOFF (08 b), von mir selbst bei Copepoden usw. Hier haben wir es also mit einer viel weiter verbreiteten Erscheinung zu tun, als man bis jetzt annahm, für deren Erklärung das Reduktionsproblem nicht mehr ausreicht. In seiner soeben zitierten Arbeit versucht daher POPOFF diese Erscheinung von der Depressionshypothese aus zu beleuchten. In allen Fällen, wo die Tetraden durch chemikalische Eingriffe hervorgerufen werden, handelt es sich offenbar um nicht mehr normale, sondern um pathologische Zellen; in den übrigen Fällen dürften die Zellen ebenfalls nicht mehr normal sein. Durch die andauernde Funktion befinden sich die Zellen nach POPOFF infolge der übermäßigen Störung der Kernplasmarelation in einem stark deprimierten Zustande. Wie erwähnt, treten bei den wachsenden Oocyten mehrere Depressionszustände ein, welche die Zelle durch Chromidienausstoßung und durch Versuche zur Kernteilung rückgängig zu machen bestrebt ist. Gerade das Auftreten von Tetraden während des Eiwachstums wird als Zeichen von diesen mißlungenen Kernteilungsversuchen betrachtet. Da aber die Zelle sich in einem anormalen Zustande befindet, sei andrerseits das tetradenförmige Erscheinen der Chromosomen erklärt.

Das tetradenförmige Auftreten der Chromosomen der ersten Richtungsspindel hat nach P. DELLA VALLE, MARCUS und POPOFF nichts mit der Chromatinreduktion zu tun, sondern muß als eine Folgeerscheinung des pathologischen Zustandes des Chromatins (der Zelle?) angesehen werden. So sehr ich die erste Hälfte dieser Annahme für viele Fälle als zutreffend anzunehmen geneigt bin, kann ich mich nicht mit der zweiten Hälfte einverstanden erklären. Wir finden eine ganze Reihe von Fällen, wo die Chromosomen der Richtungsspindel nicht in Form von Tetraden auftreten, obwohl nach der oft erwähnten Hypothese die reifen Eier die am meisten kranken Zellen des Organismus sind. Bei *Paracalanus* und bei *Centropages*

treten Tetraden in dem wachsenden Ei auf; bei der Richtungsspindel erscheinen die Chromosomen bei *Paracalanus* in Form von Stäbchen. Zur Erklärung dieser Erscheinung müßten wir annehmen, daß sich das Ei in den früheren Stadien des Wachstums in einem viel deprimierteren Zustande befindet als in dem Momente der Richtungskörperbildung. Ferner kann das Chromatin des Dotterkerns Tetradenform annehmen. Dieser Erscheinung im Eiwachstum kann ich daher nicht diese Bedeutung beimessen. Während der secretorischen Tätigkeit erfährt das Chromatin so viele Umänderungen und nimmt so verschiedenerlei Gestalt an, daß es mitunter auch in Tetradenform auftreten kann. Diese sowie alle übrigen Formen, in denen uns das Chromatin in der funktionierenden Zelle entgegentritt, sind meiner Meinung nach am besten als Ausdruck seines vegetativen (funktionellen) Zustandes aufzufassen.

5. Befruchtung und Scheidung zwischen Tropho- und Idiochromatin.

Wie aus meiner Befruchtungshypothese[1]), welche ich in meiner *Aggregata*-Arbeit entwickelte, deutlich zu entnehmen ist, weisen meine Anschauungen manche Berührungspunkte mit den Ideen HERTWIGS und POPOFFS auf. Bei ihren Betrachtungen gehen sie von der Lehre der Kernplasmarelation aus; ich hingegen gehe von dem zuerst von dem französischen Gelehrten MAUPAS ausgesprochenen Gedanken aus, daß das Leben selbst den Keim des Todes in sich trägt.

Während der vegetativen Periode der Zelle ist der trophische Kern am stärksten in Anspruch genommen; durch diese übermäßige Funktion wird er abgenutzt; wenn man will, gerät er in einen »anormalen« Zustand, in dem er seine Aufgabe nicht mehr erfüllen kann. Daher muß er von Zeit zu Zeit neu ersetzt werden. Diese Neuschaffung des trophochromatischen Kerns geschieht durch das Idiochromatin auf dem Wege der Teilung.

Man darf aber nicht vergessen, daß nur der trophische Kern abgenutzt wird; daher wird man kaum in dem Sinne von einem krankhaften Zustande der Zelle sprechen können, wie dies von HERTWIG und POPOFF verstanden wird.

Bei den wachsenden Eiern kann es, wie es scheint, öfter zur Bildung von Nucleolen kommen, welche in vielen Fällen allein den

---

1) Nachträglich sehe ich, daß vor mir bereits GOLDSCHMIDT diesen Gedanken ausgesprochen hat. Infolge der Kürze hatte ich diese Stelle seiner Arbeit gänzlich übersehen. Damit sei dieses unliebsame Versehen entschuldigt.

trophischen Kern darstellen; analoge Fälle dürften auch bei den Protozoen zu beobachten sein. Wo die Verhältnisse genauer studiert werden konnten, stellt es sich heraus, daß nach der Befruchtung der trophische Kern immer neu geschaffen wird. Doch ist die Befruchtung zur Bildung des trophischen Kerns nicht unumgänglich notwendig.

Ich habe den Sinn der Befruchtung in der Schaffung des trophischen Kerns gesucht. Es scheint mir jedoch jetzt näherliegend, daß wir hier zwei Erscheinungen vor uns haben, welche insofern nicht streng zusammengehören, als der trophische Kern ohne Befruchtung geschaffen werden kann. Die Befruchtung bietet Vorteile, welche, wie es scheint, in der Vermischung von verschieden abgestimmten Qualitäten besteht, die die Individuen im Laufe ihres Lebens sich selbständig erworben haben. Sie ist eine physiologische Anpassung und kann von der Art selbst reguliert werden, indem sie in eine frühere oder spätere Phase des Lebens verlegt wird. Es scheint jedoch, daß nach jeder Befruchtung (Amphimixis) ein trophischer Kern von neuem geschaffen wird. Dafür sprechen gerade die letzten Beobachtungen von Enriques (08) an *Chilodon*. Er hat bei diesem Infusor festgestellt, daß Exkonjuganten, die in Begriff waren, den Makronucleus zu bilden, die also sich nach der Konjugation noch nicht geteilt hatten, in eine neue Konjugation eintreten können, wobei der Makronucleus der zweiten Konjugation denjenigen der ersten, vorausgehenden verdrängt, d. h. dieser Makronucleus wird resorbiert, bevor er noch in Funktion getreten ist. Ein schönes Beispiel gegen die Depressionshypothese!

Wie wir es in einem früheren Kapitel wahrscheinlich gemacht haben, findet in der wachsenden Oocyte eine Bildung des trophischen Kerns durch das Idiochromatin in der Synapsis statt. Tropho- und Idiochromatin bleiben aber auch während des weiteren Eiwachstums zu einem morphologischen Gebilde vereinigt. Es kann allerdings eine partielle Trennung sich bereits in diesem Stadium vollziehen (*Paracalanus*). Eine vollkommene Scheidung findet aber erst unmittelbar vor der Befruchtung statt, indem das äußerst große Keimbläschen sich vollkommen auflöst und nur ein verschwindend kleiner Teil von ihm zur Bildung der Chromosomen der ersten Richtungsspindel verwendet wird. Dieser kleine Teil stellt das Idiochromatin, der weit größere Teil hingegen die letzten Überreste des trophischen Kerns dar, welcher sich in die Reservestoffe umwandelt.

Wie bekannt, werden die Auflösung des Keimbläschens einerseits, die Bildung der Richtungsspindel und die Ausstoßung der Rich-

tungskörper andrerseits als Eireifung bezeichnet, wobei unter diesem Ausdruck mehr die Ausstoßung der beiden Richtungskörper verstanden wird. Hier werden zwei Erscheinungen mit einem und demselben Ausdruck bezeichnet, welche ihrem Wesen nach nichts Gemeinsames haben. Die erstere Erscheinung, d. h. die Auflösung des Keimbläschens, hat ihr Analogon auch bei den Protozoen und wurde von SIEDLECKI speziell bei den Coccidien als »Epuration nucleaire« bezeichnet. Sie ist ein wichtiges Moment im Leben der Geschlechtszellen und Protozoen und sollte ihr mehr Aufmerksamkeit geschenkt werden. Es erweist sich daher als notwendig, für dieses Stadium einen neuen Ausdruck einzuführen. Im speziellen Teil habe ich mir erlaubt, dafür »Schismastadium« zu gebrauchen. Damit soll jenes Moment im Leben der Protisten und Geschlechtszellen bezeichnet werden, in welchem der trophische Kern sich von dem Idiochromatin trennt und in das Protoplasma zerstreut, um sich dort in andre Bestandteile der Zelle umzuwandeln, und das Idiochromatin selbständig bleibt. Dieses Stadium geht gewöhnlich der Befruchtung voraus.

Triest, Oktober 1908.

Literaturverzeichnis.

BALBIANI, E. G. (93). Centrosome et »Dotterkern«. Journ. de l'Anat. et de la phys. Bd. 23.

BOLLES-LEE, A. (97). Les cinéses spermatogénétiques chez Helix pomatia. La cellule. Bd. 13.

BONNEVIE, K. (06). Untersuchungen über Keimzellen. Jenaische Zeitschr. Bd. 41. S. 229—428. Taf. 16—23.

—— (07). Untersuchungen über Keimzellen. Ebendort. Bd. 32. S. 567—598. Taf. 32—35.

—— (08). Chromosomenstudien. Arch. f. Zellforschung. Bd. 1. S. 450—514. Taf. 11—15.

CARNOY, J. C. et LEBRUN, H. (00). La vesicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La cellule. Bd. 17. S. 203—264. Taf. 1—7.

DUESBERG, J. (07). Les divisions des Spermatocytes chez le Rat. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1. S. 399—449. Taf. 10.

CHILD, C. M. (06). Studies on the Relation between amitosis and mitosis. Biolog. Bullet. Bd. 12. S. 89—114; S. 175—224. Taf. 11—16.

ENRIQUES, P. (07), La Conjugatione e il differenziamento sessuale negli infusori. Arch. f. Protk. Bd. 9. S. 195—296. Taf. 5—7.

—— (08). Die Konjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. Ebendort. Bd. 12. S. 213—276. Taf. 17—18.

FICK, R. (99). Über die Eireifung bei Amphibien. Verh. der Nat. Gesellsch. Tübingen.

Fick, R. (05). Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. u. Phys. Abt. Anat. Supplementband. S. 179—228.

—— (07). Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebn. der Anat. und Entwicklg. Bd. 16. S. 1—140. 06.

Goldschmidt, R. (04). Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 21. S. 49—140. Taf. 3—8.

—— (05). Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklnng des Zoogonus mirus. Ebendort. Bd. 21.

—— (08). Über das Verhalten der Chromosomen bei der Eireif., Befr. etc. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1. S. 232—244. Taf. 7.

Grégoire, V. (05). Les cinèses de maturation dans les deux règnes. La cellule. Bd. 22. S. 221—376.

Grobben, C. (81). Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis Goodsir. Arb. a. d. Zool. Instit. Wien. Bd. 3. Heft 3. S. 1—40. Taf. 1—4.

Günther, K. (04). Über den Nucleolus des reifenden Echinodermeneies. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. S. 1—28. Taf. 1.

Gurwitsch, A. (00). Idiozom und Centralkörper im Ovarialei der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56. S. 377—392. Taf. 26.

Häcker, V. (92). Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb. Bd. 5. S. 211—248. Taf. 19.

—— (93). Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41.

—— (95). Die Vorstadien der Eireifung. Ebendort. Bd. 45. S. 200—273. Taf. 14—17.

—— (95). Über die Selbständigkeit der väterl. und mütterl. Kernsubstanz während der Embryonalentwicklung von Cyclops. Ebendort. Bd. 46. S. 579—617. Taf. 28—30.

—— (97). Die Keimbahnen von Cyclops. Ebendort. Bd. 49. S. 35—91. T. 4—5.

—— (02). Über das Schicksal der elterl. uud großelterl. Kernanteile usw. Jen. Zeitschr. Bd. 37. 297—400. Taf. 17—20.

—— (04). Heterotypische Teilnng usw. Zool. Anz. Bd. 28. S. 38—42.

—— (00). Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebn. und Fortschr. der Zool. Bd. 1. S. 1—136.

Hartmann, M. (02). Studien am tierischen Ei. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 15. S. 793—812. Taf. 42—43.

Hegner, R. W. (08). An Intra nucleus Mitotic-Figur in the Primary Oocyte of a Copepod Canthocamptus Staphylinus. Biolog. Bullet. Bd. 14. S. 321—323.

Henneguy, L. F. (93). Le corps vitellin de Balbiani dans l'œnf des Vertébrés. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. norm. et pathol. Bd. 29.

—— (96). Leçons sur la cellule. Paris.

Hertwig, R. (96). Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschrift zum 70. Geburtstag C. Gegenbaurs.

—— (98). Über die Bedeutung der Nucleolen. Sitzber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München. Heft 1.

—— (02). Die Protozoen- und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. 1. S. 1—42.

—— (08). Über neue Probleme der Zellforschung. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1. S. 1—32.

HOLLANDER, F. D. (03). Recherches sur l'oogenèse et sur la structure et la signification du noyau vitellin de Ballbiani chez les oiseaux. Ann. d. la societé de médec. de Gand. S. 158.

JORDAN, E. H. (07). On the relation between Nucleolus and Chromosomes in the Maturing Oocyte of Asterias forbesi. Anat. Anz. Bd. 31. S. 39—46.

KORSCHELT u. HEIDER. (02—03). Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena.

LERAT, P. (05). Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogenèse du Cyclops strenuus. La cellule. S. 163—198. Taf. 1—4.

LUBOSCH, W. (01). Über die Nucleolarsubstanz des reifenden Tritoneies nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung. Jenaische Zeitschrift Nr. 1. Bd. 30. S. 217—296. Taf. 12—16.

—— (01). Über die Eireifung der Metazoen, insbesondere über die Rolle der Nucleolen und die Erscheinungen der Dotterbildung. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklg. Bd. 11. S. 709—783.

LÖWENTHAL, N. (88). Zur Kenntnis des Keimfleckes im Ureie einiger Säugetiere. Anatom. Anz. Bd. 3.

MARCUS, H. (07). Über die Thymus. Lebenslauf einer Thymuszelle. Anat. Anz. Ergänzungsheft zum 30. Band. S. 237—248.

—— (08). Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71. S. 695—774. Taf. 47—50.

MARTENS, H. (93). Recherches sur la signification du corps vitellin de Balbiani dans l'ovule des Mammifères et des Oiseaux. Arch. d. Biol. Bd. 13.

MC GILL, K. (06). The behavior of the Nucleoli during Oogenesis of the Dragonfly with especial Reference to Synapsis. Zool. Jahrb. Bd. 23. S. 207—270. Taf. 13—17.

MEVES, FR. (07). Spermatocytenbildung bei der Honigbiene. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70. S. 414—491. Taf. 22—26.

MOROFF, T. (07). Nucleolen, Karyosom und ihre Bedeutung. Centralbl. f. Physiol. Bd. 21. Nr. 6.

—— (08). Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkernes. Arch. f. Protistenk. Bd. 11. S. 1—224. Taf. 1—11.

NEMEC, B. (98). Die Struktur der Diplopodeneier. Anat. Anz. Bd. 14. S. 309—312.

—— (04). Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wissensch. Botan. Bd. 39. S. 645—730.

NOWIKOFF, M. (08). Beobachtungen über die Vermehrung der Knorpelzellen usw. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 90. S. 205—257. Taf. 11—14.

OBST, P. (99). Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 66. S. 166—213. Taf. 12—13.

PAULCKE. (00). Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 14.

POPOFF, M. (07). Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70. S. 43—129. Taf. 4—8.

—— (07). Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. I. Suppl. Festband f. R. HERTWIG. S. 43—82. Taf. 4.

—— (08). Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1. S. 245—379.

Popoff, M. (08). Über das Vorhandensein von Tetradenchromosomen in den Leberzellen von Paludina vivipara. Biol. Centralbl. Bd. 28. S. 555—567.
Rückert, J. (93). Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte.
—— (95). Über das Selbständigbleiben der väterl. und mütterl. Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclopseies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45. S. 339—369. Taf. 21—22.
Růžička, V. (08). Struktur und Plasma. Ergebn. d. Anat. und Entwicklg. Bd. 16. S. 452—631. Taf. 1.
Schiller, J. (07). Über künstliche Hervorrufung von Vierergruppen bei Cyclops. Zool. Anz. Bd. 32. S. 616—621.
Schleip, W. (07). Die Samenreifung bei den Planarien. Zool. Jahrb. Bd. 24. S. 129—174. Taf. 14—15.
Schockaert, R. (01—02). L'ovogenèse chez Thysanozoon brocchi. La Cellule. Bd. 18—20.
Schütz, J. (82). Über den Dotterkern, dessen Entstehung, Struktur, Vorkommen und Bedeutung. Inaug.-Dissertation. Bonn.
Skrobansky, K. V. (03). Zur Frage über den sogenannten Dotterkern (Corpus Balbiani) bei Wirbeltieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 62. S. 194—219.
Sonnenbrodt. (08). Die Wachstumsperiode der Oocyten des Huhnes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 73. S. 415—480. Taf. 19—22.
Van Bambeke, M. (98). Contribution à l'histoire de la Constitution de l'œuf. Arch. de Biol. Bd. 15. S. 511—598. Taf. 23—28.
Van der Stricht. (05). La structure de l'œuf des Mammifères. Première Partie. L'Oocyte au stade de l'accroissement. Arch. de Biol. Bd. 21, S. 1—102. Taf. 1—3.
Vejdovský, Fr. (07). Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Kgl. Böhm. Gesellsch. d. Wiss. Prag 1907. S. 1—103. Taf. 1—9.
Vejdovský, Fr. und Mrazek, A. (03). Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 62. S. 431—579. Taf. 19—24.
Wassilieff, A. (07). Die Spermatogenese bei Blatta germanica. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70. S. 1—42. Taf. 1—3.
Winiwarter, H. v. (01). Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères. Arch. d. Biol. Bd. 17. S. 33—200. T. 3—7.
Woltereck, R. (98). Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 64. S. 596—629. Taf. 19—20.
Ziegler, H. E. u. vom Rath. (91). Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. 11. S. 744—757.
Zweiger, H. (07). Die Spermatogenese von Forficula auricularia. Jen. Zeitschr. Bd. 42. S. 143—172. Taf. 11—14.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXIV—XXXVI.

Paracalanus parvus Cls.

Fig. 1. Der Anfangsteil des Ovariums. Vermehrungszone mit dem Anfang der Wachstumszone. $^{1800}/_1$.

Fig. 2. Kern aus der Vermehrungszone in Teilung begriffen. $^{2250}/_1$.

Fig. 3. Kern vor der Bildung des Spirems. $^{2250}/_1$.

Fig. 4—6. Kerne in dem Spiremstadium. $^{2250}/_1$.

Fig. 7. Spirem mit angeschwollenen Stellen. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 8—9. Zerfall des Spirems in viele Stücke. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 10, 11, 11 *a*. Auswanderung der Dotterkernelemente aus dem Kern. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 12 *a*. Junges Ei. Oberflächliche Einstellung, nur der Dotterkern zu sehen.

Fig. 12 *b*. Dasselbe Ei. Tiefere Einstellung, der Kern zu sehen mit den Dotterkernelementen um ihn herum. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 13. Junges Ei mit Kern und Dotterkern. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 14—17. Junge Eier mit verschiedenen Entwicklungsstadien des Dotterkernes.

Fig. 18. Junges Ei. Der Dotterkern, teilweise in Auflösung begriffen. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 19. Mittelerwachsenes Ei. Dotterkern in Auflösung begriffen. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 20. Kern aus einem erwachsenen Ei, bereits in Auflösung begriffen. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 21. Ein Teil eines erwachsenen Eies; die letzten Spuren des sich auflösenden Kernes. Die Chromosomen sind bereits zu sehen.

Fig. 22. Ein Stück eines erwachsenen Eies mit der Richtungsspindel.

Fig. 23. Ein Stück eines erwachsenen Eies mit der Richtungsspindel. Die Chromosomen haben bereits eine hantelförmige Einschnürung erfahren.

Centropages Kröyeri Giesbr.

Fig. 24—26. Oogonienkerne aus der Vermehrungszone in Teilung begriffen. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 27—29. Kerne aus dem Anfang der Wachstumszone. Chromatinanreicherung zur Spirembildung. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 30. Spirem unmittelbar nach der Auflockerung des Chromatins. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 31. Ein älteres Stadium, der Spiremfaden stärker aufgelockert. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 32—36. Verschiedene Wachstumsstadien des Eies. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 37 u. 38. Ebenfalls. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 39. Ein erwachsenes Ei unmittelbar vor der Auflösung des Keimbläschens. $^{1800}/_{1}$.

Centropages typicus Kröyer.

Fig. 40 u. 41. Kerne aus der Vermehrungszone des Ovars in Teilung begriffen. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 42. Kern aus derselben Zone in Teilung begriffen. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 43—45. Zellen aus dem Anfange der Wachstumszone; Chromatinanreicherung des Kernes zur Bildung der Synapsis.

Fig. 46. Spirem nach der Auflockerung des Chromatins.

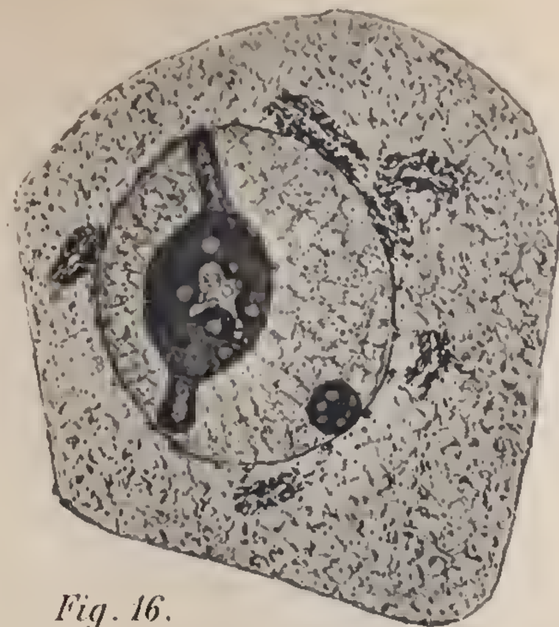
Fig. 47. Auflösung des Spiremfadens. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 48. Junge Oocyte; Zerstäubung des Chromatins. $^{2250}/_{1}$.

Fig. 49. Junge Oocyte.

Fig. 50. Halberwachsene Oocyte. $^{1800}/_{1}$.

Fig. 51. Erwachsene Oocyte. Vor der Auflösung des Keimbläschens. $^{1300}/_{1}$.


Fig. 16.

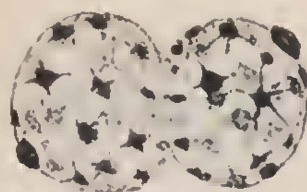
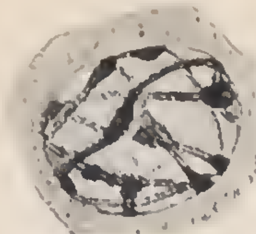

Fig. 2.

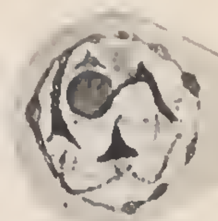

Fig. 3.

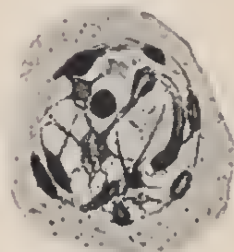

Fig. 4.

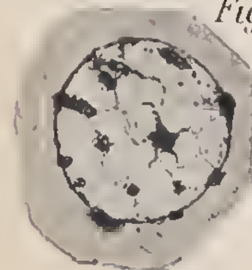

Fig. 5.

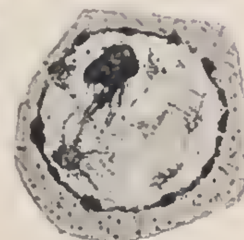

Fig. 6.


Fig. 7.


Fig. 8


Fig. 9.


Fig. 10.


Fig. 11.

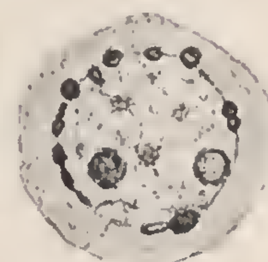

Fig. 11a


Fig. 12a


Fig. 13.

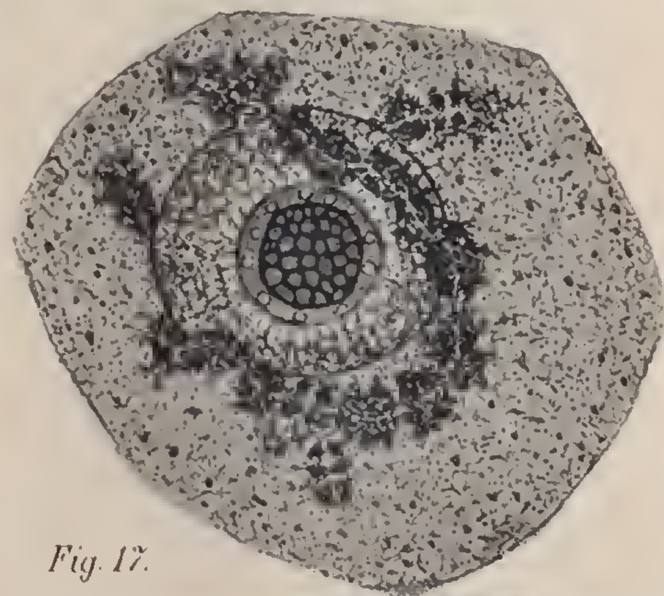
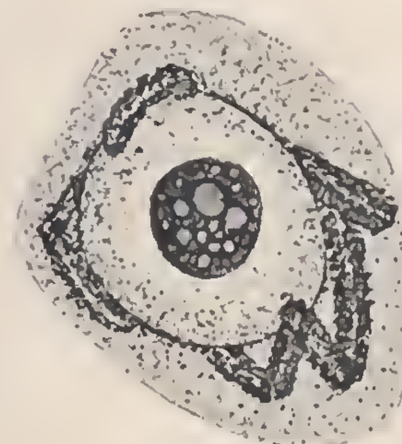
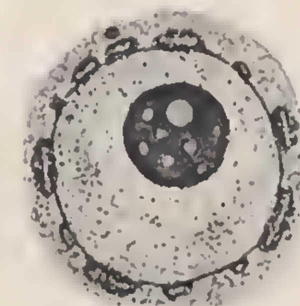
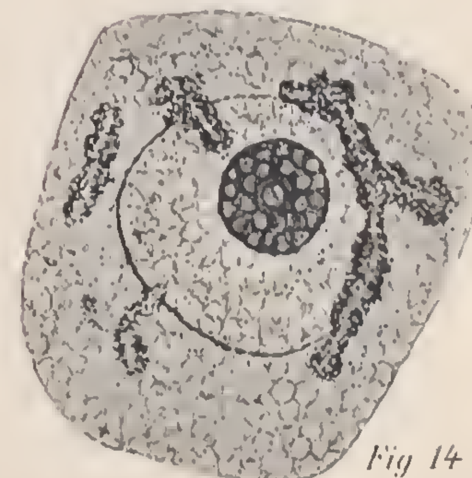
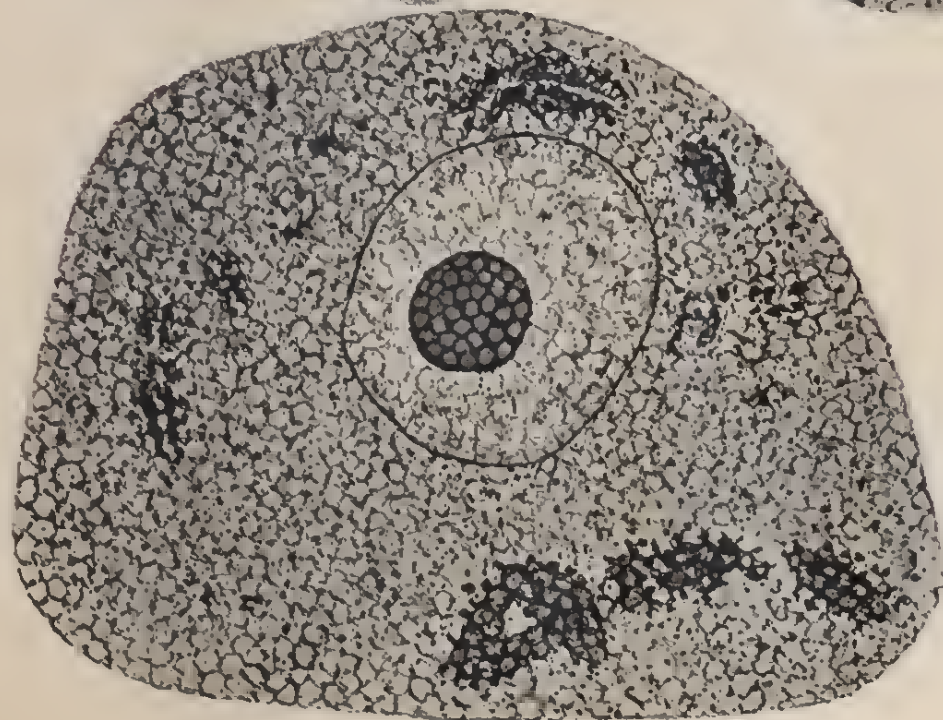

Fig. 17.

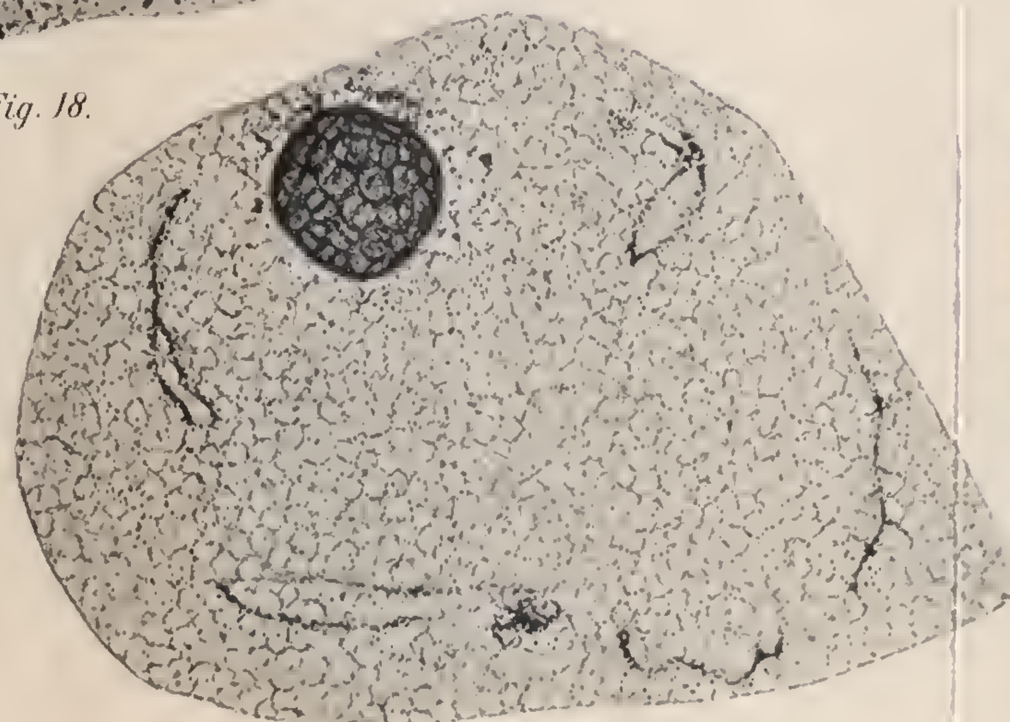

Fig. 18.

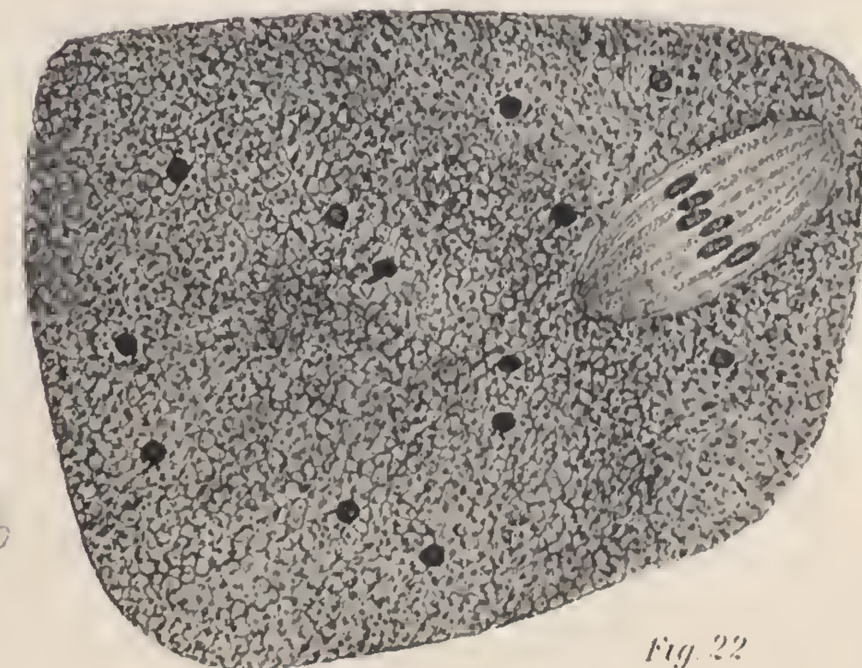

Fig. 15.


Fig. 12b


Fig. 14


Fig. 19.


Fig. 20


Fig. 22

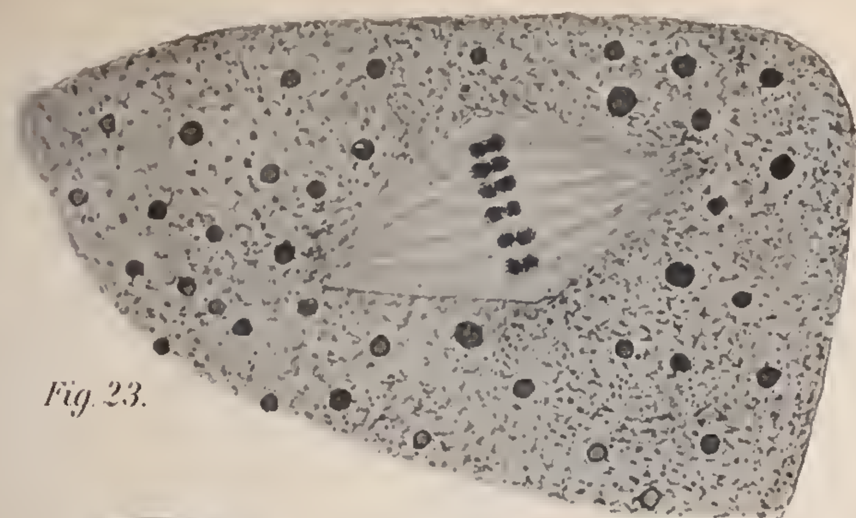
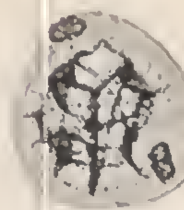
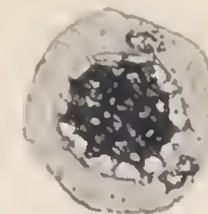

Fig. 23.

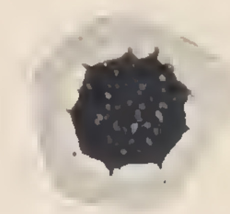

Fig. 24.

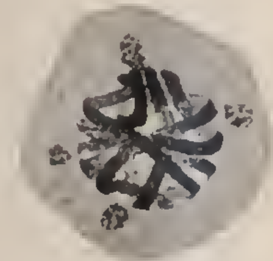

Fig. 25.

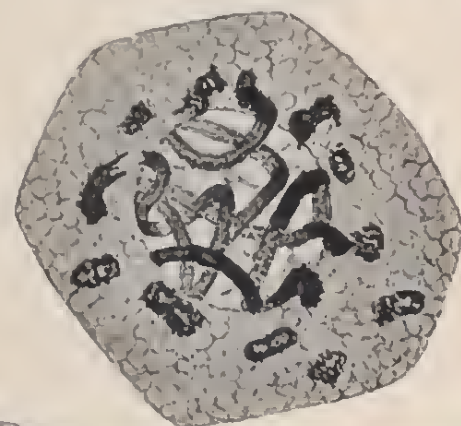

Fig. 26.

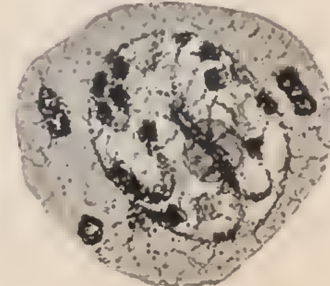

Fig. 27.

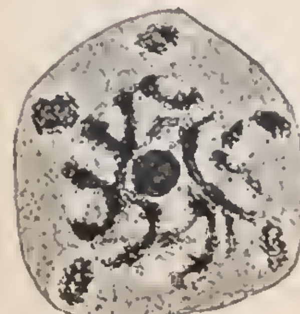

Fig. 28.

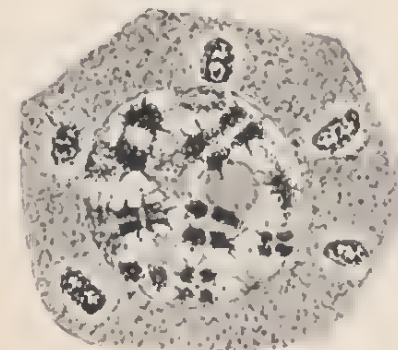

Fig. 29.

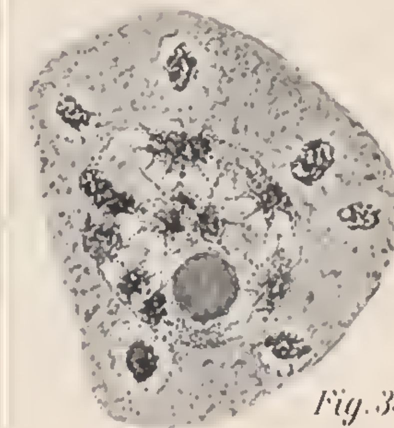

Fig. 30.

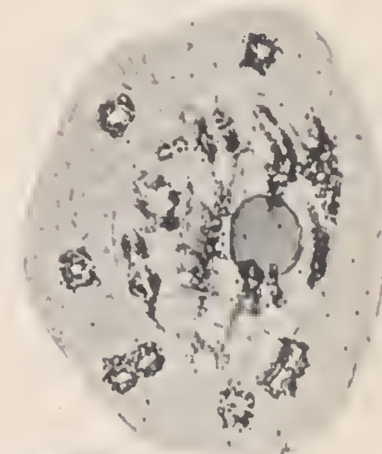

Fig. 31.

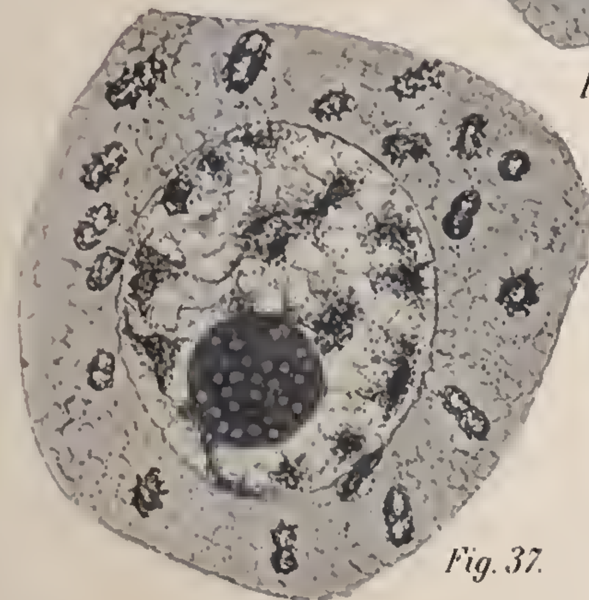

Fig. 32.

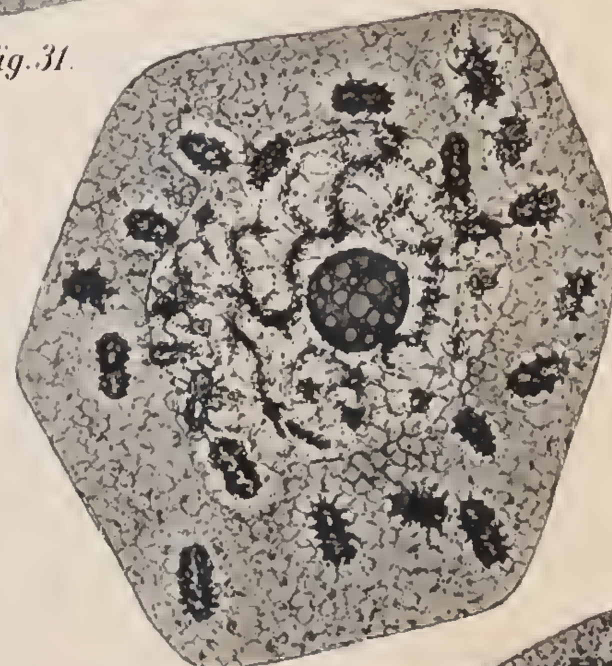

Fig. 33.


Fig. 34.


Fig. 35.


Fig. 36.


Fig. 37.


Fig. 38.

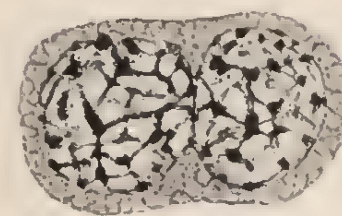

Fig. 40.


Fig. 41.


Fig. 42.


Fig. 43.

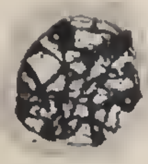
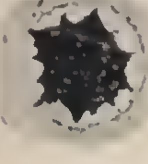
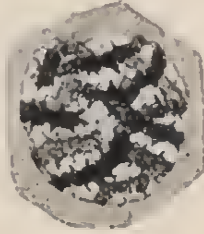
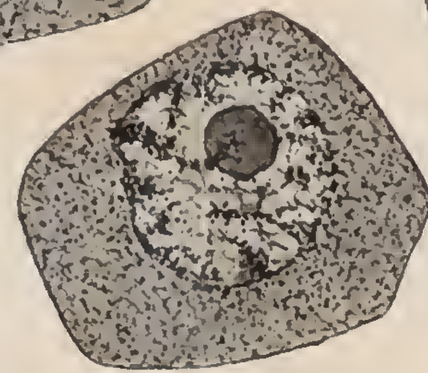
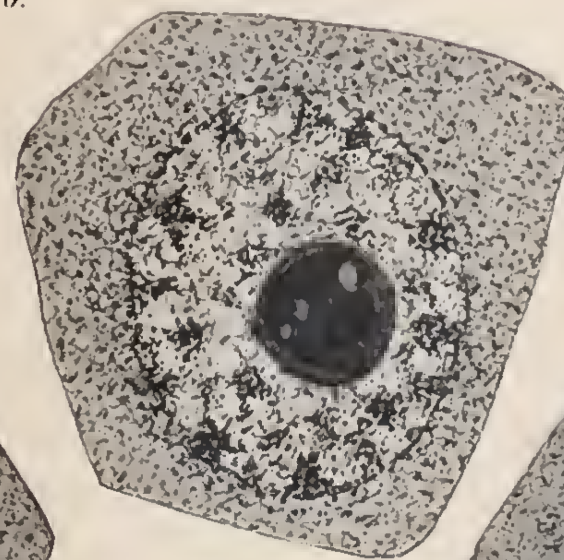

Fig. 44.

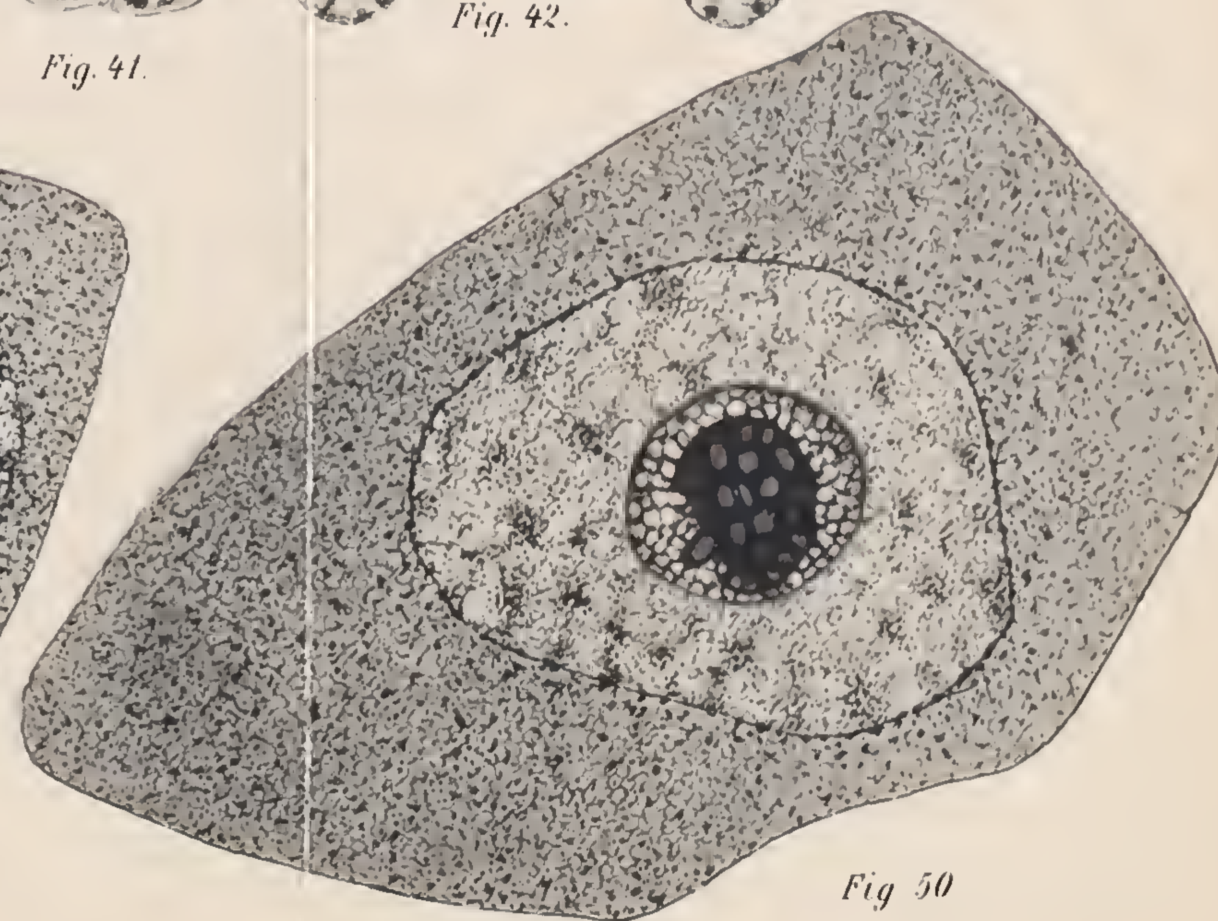

Fig. 46.


Fig. 45.


Fig. 47.


Fig. 48.


Fig. 49.


Fig. 50

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig

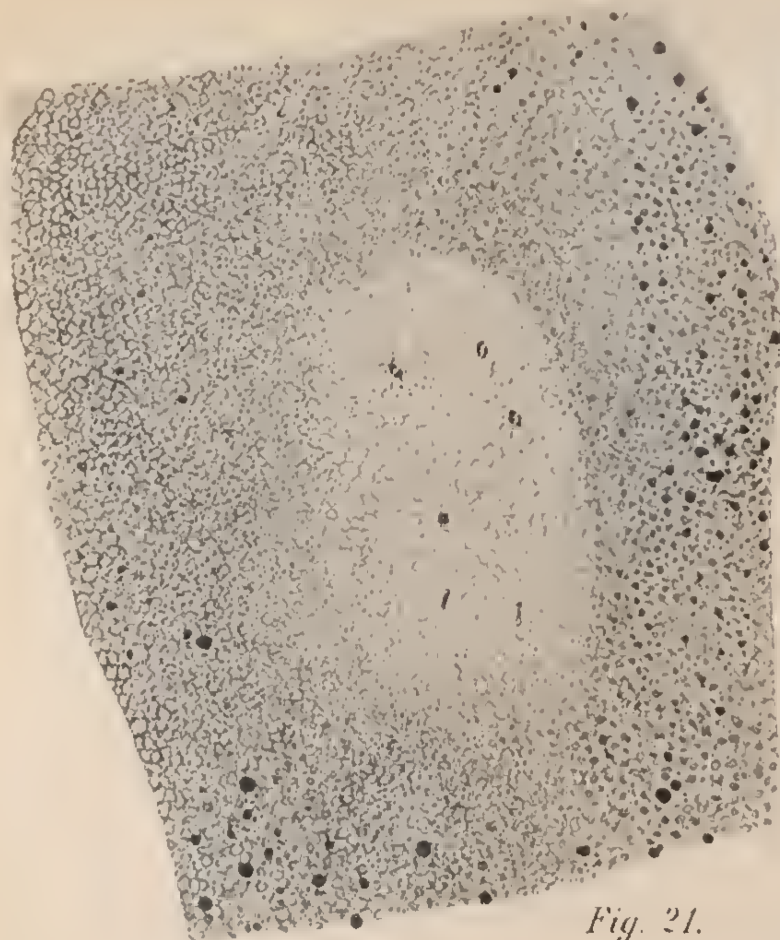


Fig. 21.

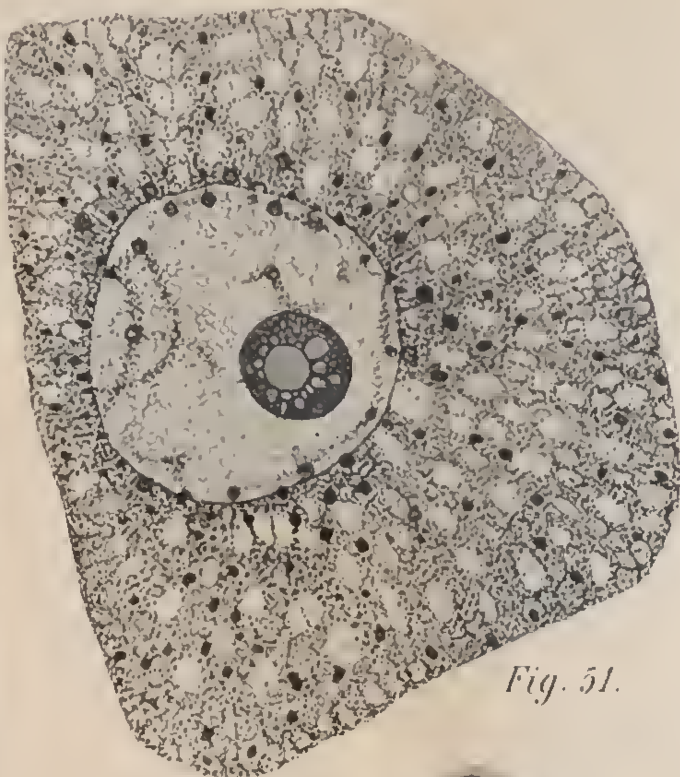


Fig. 51.



Fig. 39.

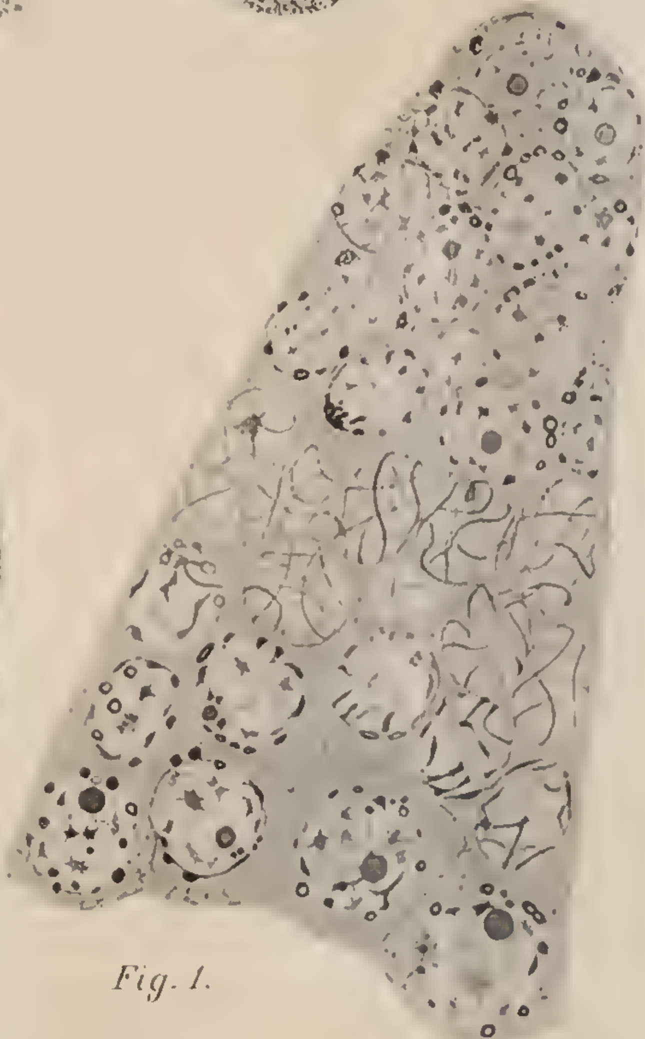


Fig. 1.

Verlag von Wilhelm Engelmann Leipzig

Uber Prämissen und anstoßgebende Faktoren der Furchung und Zellvermehrung.

Von

Alexander Gurwitsch,

Professor an der Hochschule für Frauen.

(Histologisches Laboratorium der Hochschule für Frauen in Petersburg.)

Mit 17 Textfiguren.

Im Jahre 1904 hatte ich in kurzer Form die Ergebnisse meiner Versuche über Zentrifugieren der Amphibieneier mitgeteilt[1]), ohne daran weitgehende theoretische Betrachtungen anzuknüpfen. Einige diesbezügliche Tatsachen und Zeichnungen wurden außerdem in meinem Buche: »Morphologie und Biologie der Zelle« mitgeteilt.

Im Jahre 1905 folgte eine kurze Mitteilung über ähnliche Versuche an Seeigeleiern, die sich ebenfalls auf den nackten Tatbestand beschränkte[2]). Die aus den Tatsachen direkt abgeleiteten Folgerungen über den Aggregatzustand des Eiplasmas und über die biologische Wertigkeit des Wabenbaues des Plasmas fanden inzwischen, soweit ich sehe, ungeteilte Anerkennung; ich führe hier die Äußerungen von Driesch[3]), Rhumbler[4]), Albrecht[5]), Lyon[6]) und die Nachprüfungen meiner Versuche durch Ružička[7]) an.

Es war mir klar, daß die durch die Versuche gewonnenen Ergebnisse weite Ausblicke eröffneten und zu weiteren Untersuchungen einluden. Die weitere Arbeit konnte von sehr verschiedenen Gesichtspunkten aus vorgenommen werden; es wäre verlockend, sozusagen

1) Verhandlungen der anat. Gesellschaft. 1904.

2) Anat. Anz. 1905.

3) Ergebnisse von Merkel u. Bonnet. 1905.

4) Anatomische Hefte. 1905.

5) Frankfurter Zeitschrift für Pathologie. 1907.

6) Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. 23.

7) Ergebnisse von Merkel und Bonnet. 1906.

deskriptiv-experimentell zu verfahren, d. h. der ganzen Fülle der Tatsachen unter verschiedensten Versuchsbedingungen und in verschiedenen Entwicklungsstadien nachzugehen, gewissermaßen »das Verhalten der zentrifugierten Eier« monographisch darzustellen.

Dies war nicht meine eigentliche Absicht; wohl durften jedoch die zahlreichen interessanten, bei der weiteren Arbeit sich ergebenden Tatsachen nicht unverwertet bleiben und werden zum Teil den Gegenstand spezieller Untersuchungen bilden.

Meine eigentliche Aufgabe erblickte ich jedoch darin, den Konsequenzen, die sich aus meinen ersten Versuchen ergeben, mit aller Strenge nachzugehen und die üblichen, auf viele wichtige Probleme der Entwicklung und der Zelltätigkeit bezüglichen Anschauungen unter dem neugewonnenen Gesichtswinkel zu beurteilen und auf ihre Berechtigung zu prüfen.

Die Arbeit ruhte während 3 Jahren vollständig. Im letzten Jahre habe ich mein altes Material allseitig durchgearbeitet und in diesem Frühjahr neue Versuche angestellt, welche mir auf meine Fragestellungen die gewünschte Auskunft erteilen.

Ich möchte aber nochmals betonen, daß nur die für meine Betrachtungen nötigen Seiten des Geschehens behandelt wurden und daß die ganze Fülle der Tatsachen durch meine Darstellung durchaus nicht erschöpft erscheint.

Der Ausgangspunkt meiner ersten Versuche war die Frage, ob das Eiprotoplasma, welches in seinem Intimbau auf mechanischem Wege gestört wird, restitutionsfähig ist. Diese Sachlage stellte ich somit in Gegensatz zu den Zuständen, welche im Ei durch Entfernung größerer oder kleinerer Abschnitte desselben wachgerufen werden. In letzteren Fällen kann das Ei entweder rein regenerativ oder anders regulativ oder auch ganz passiv reagieren — wir brauchen nur an die verschiedenen Typen der Mosaik- und Nichtmosaikeier zu denken.

Da ich jedoch in meinen Versuchen von einer Zerstörung (oder wenigstens einer Störung) des Geschehenssubstrates selbst ausging, mußten sich die Reaktionsmöglichkeiten seitens des Objektes in einer andern Richtung bewegen. Es war mit folgenden Ausgängen zu rechnen:

a) das gestörte Eigefüge restituiert sich ad integrum, und die Weiterentwicklung geht nun ohne Abweichungen vor sich.

b) Der gestörte Eibau wird nicht restituiert, wobei
1. die Entwicklung ausbleibt,
2. die Entwicklung weiter in abnormer oder normaler Weise fortschreitet.

c) Es wird ein Ersatz für das zerstörte Gefüge geliefert, welcher jedoch der früheren Eibeschaffenheit nicht gleicht.

Es ist evident, daß diese kurze Aufzählung, die eine reiche Weitergliederung zuläßt, uns ohne weiteres die Mannigfaltigkeit und die relative Unabhängigkeit der Fragestellungen bei der Versuchsanordnung ergibt, wobei es selbstverständlich jedem freisteht, dem einen oder dem andern Problem nachzugehen.

Meine kurzen Mitteilungen beschränken sich auf folgende Nachweise:

1. Der zerstörte Intimbau der Seeigeleier wird annähernd ad integrum restituiert, und die Weiterentwicklung geht ungestört vor sich.

2. Im Amphibienei können die gesetzten Störungen natürlich nicht mehr völlig rückgängig gemacht werden, da die einmal aus ihrer Lage gerissenen schweren Dotterplättchen nicht wieder zum animalen Pole des Eies wandern können.

Es findet somit hier die Möglichkeit c) statt, wobei allerdings die Weiterentwicklung in sehr verschiedenem Grade fortschreitet.

Eine Reaktion von der Art der unter c) formulierten können wir mit Driesch als eine Regulation bezeichnen. Es erwies sich demnach die morphologische Beschaffenheit des Eiplasmas als regulationsfähig, und dieses einzige Ergebnis, ohne weitere Berücksichtigung des »Wie« des Vorganges, der Beziehungen zwischen dem Grad der Restitutionsvorgänge und dem Charakter der Weiterentwicklung usw. soll unsre weitere Betrachtung vorläufig leiten.

Mit dieser Frage eng verknüpft erweist sich jedoch auch die unter b 2) erwogene Möglichkeit. Es fragt sich, ob ein Ersatz für das gestörte Eigefüge stets notwendig ist, um eine Weiterentwicklung der Eier zu ermöglichen.

Zur Zeit der Abfassung meiner kurzen vorläufigen Mitteilungen standen mir keine Tatsachen zur Verfügung, die mir eine Beantwortung dieser Frage ermöglicht hätten.

Eine weitere Durchsicht meines damaligen Materials und neue Versuchsergebnisse lehrten mich jedoch, daß weder der Vorgang a) noch c) für das Zustandekommen der Weiterentwicklung notwendig sind und daß das Nichtzustandekommen des in der Mehrzahl

der Fälle wohl erfolgenden Restitutionsvorganges noch kein Todesurteil für die Eizelle ist.

Wohlgemerkt, es soll damit durchaus nicht gesagt werden, daß der Zustand des Eigefüges für die Weiterentwicklung und namentlich für die embryonale Formbildung im Ei irrelevant sei. — Handelt es sich im Amphibienei ja sogar bei schwächeren Eingriffen, die von weitgehender Restitution gefolgt werden, um eine höchst rudimentäre, abnorme und früh sistierende Entwicklung.

Für uns hat es aber nur ein Interesse zu konstatieren, daß auch ohne Restitutionsvorgänge im Eiplasma ein temporäres Weiterleben des Eies und namentlich eine intensive Zellteilung möglich sind, und es bedeuten daher die weiter unten mitzuteilenden Ergebnisse eine vollständige Liquidation des Begriffes »Plasmastruktur« in ihrer Bedeutung für den elementaren Lebensvorgang der Zellvermehrung.

Der Begriff der »Plasmastruktur«, den wir hier befehden, wird selbstverständlich im folgenden genau zu präzisieren sein.

Ich wende hier den typischen Ausdruck der »Liquidation« mit Absicht an, denn er scheint mir am besten den naturgemäßen Abschluß eines Zustandes des Verfalls zu charakterisieren, in welchem sich gegenwärtig eine der wichtigsten cytologischen Fragen befindet.

Es wurde zwar noch nirgendwo der Stab über die so mühsam aufgebaute Lehre über Plasmastrukturen und Zellteilungsmechanismus gebrochen, es scheint jedoch, als ob die Mehrzahl der Forscher sich stillschweigend von dem totgeborenen Schematismus abwendet, welcher so wenig der Kompliziertheit und Mannigfaltigkeit der Lebenserscheinungen entspricht.

Ich glaube nun, daß die weiter mitzuteilenden Tatsachen die Unhaltbarkeit der in den 90er Jahren zur Blüte gelangten Anschauungen in besonders grelles Licht setzen und uns zugleich ganz neue Fragestellungen aufzwingen.

Kommen wir nun zum Schluß, daß die bei der Karyokinese auftretenden Strukturen für den Ablauf der Zellteilung belanglos sind, so müssen wir des weiteren die Frage aufwerfen, worin der die Zellteilung zeitlich und räumlich bestimmende Faktor zu suchen ist.

Diese Fragestellung muß etwas näher präzisiert werden:

1. In der achromatischen Figur, wie sie uns in dem klassischen Bilde einer Karyokinese entgegentritt, kann der zeitlich bestimmende Faktor für den Vorgang der Zellteilung gesehen werden, denn vor-

ausgesetzt, daß die Strahlen irgendwie mechanisch oder sonstwie den Zelleib beherrschen, ist durch die Ausbildungshöhe des Amphiasters auch der Zeitpunkt des Auftretens der Schnürfurche oder der Zellplatte usw. gegeben.

2. Unter räumlicher Bestimmung der Zellteilung verstehe ich sowohl die Durchführung derselben nach einem bestimmten Typus (strenge Halbierung oder inäquale Teilung der Zelle) als auch den allgemeineren Fall einer Zellabgrenzung (Zellindividualisation im allgemeinen. Die Bezeichnung der Zellabgrenzung möchte ich auf die zahlreichen Fälle anwenden, die uns im weiteren noch beschäftigen werden, in welchen eine Zelle sich aus einer größeren (syncytialen) Masse individualisiert. Es gehören hierher die verschiedenen als »Abknospungen« bekannten Fälle von höchst inäqualen Teilungen (wie z. B. Richtungskörperbildung usw.), aber auch spezifisch verschiedene Zellbildungen, wie sie vielfach bei endogener Sporenbildung usw. vorkommen.

In all diesen Fällen könnte man natürlich daran denken, die Lagerung des Amphiasters im betreffenden Plasmaterritorium, die inäquale Ausbildungshöhe der beiden Pole usw. als den räumlich bestimmenden Faktor anzusehen.

Da nun in unsern Objekten solche Strukturen unter normalen Verhältnissen in großartiger Weise zur Ausbildung gelangen, konnte daran gedacht werden, daß die experimentelle Zerstörung derselben einem Wegfall des zeitlich-räumlich bestimmenden Zellteilungsfaktors gleichkommt, und so wird die Frage verständlich und berechtigt, ob letzterer doch nicht in dem anscheinend unbeschädigten Kern oder Cytocentrum zu suchen sei.

I. Teil.

Entbehrlichkeit der »Plasmastruktur« für den Ablauf der Zellteilung.

Die schier unbegrenzte morphologische Mannigfaltigkeit des Zellteilungsvorganges ist gegenwärtig wissenschaftliches Allgemeingut geworden und muß daher jeden einsichtigen Forscher vor Aufstellung einseitig spezialisierter Schemen, nach welchen der Mechanismus der Teilung zu beurteilen wäre, aufs dringlichste warnen.

Ich glaube auch, daß sogar von den Vertretern der kompliziertesten Mechanik der achromatischen Figur, wie C. Rabl, M. Heidenhain, Kostanecki, Meves, Rhumbler u. m. A., die Einseitigkeit ihrer Betrachtungsweise stillschweigend eingesehen wird.

und diesem Umstand ist es wohl zu verdanken, daß diese Lehren von ihren Vertretern zwar nirgendwo desavouiert werden, daß aber in der bewußten Richtung in den letzten 6—7 Jahren keine weitere Arbeit zu verzeichnen ist.

Ganz gewiß ist es wohl, daß die allgemeine Mechanik der Karyokinese und Cytodiärese mit Vorstellungen wie Zug- oder Stemmwirkung der Plasmastrahlen und ähnlichem nicht operieren kann, schon aus dem Grunde nicht, weil solche Gebilde in sehr vielen Zellarten nicht nur nicht gesehen werden, sondern nicht einmal vermutet werden dürfen.

Eine allgemein geltende Zellteilungsmechanik ist aber bis auf weiteres eine petitio principii, da ebenso verschieden wie die Ursachen und veranlassenden Momente der Zellteilungen in verschiedenen Zellenarten auch ihre Mechanismen sein dürften oder zum mindesten gedacht werden können: die vielfachen Ähnlichkeiten in den Vorgängen der Karyokinese, die uns allzuleicht die noch größeren Differenzen übersehen lassen, könnten sehr wohl sozusagen Convergenzerscheinungen sein.

Ich halte es daher für ein leichtes aber billiges Verfahren, die oben nach den Namen ihrer Autoren zitierten Zellteilungstheorien mit einem einfachen Hinweis auf ihre Nichtanwendbarkeit auf andre Objekte einfach aus der Welt schaffen zu wollen. Sie müssen vielmehr mit Bezugnahme auf die speziellen Objekte, für welche sie begründet wurden, im einzelnen auf ihre Richtigkeit geprüft werden.

Diese Betrachtungsweise gibt mir gleichzeitig die Möglichkeit, den Begriff der »Plasmastruktur«, dessen wir bedürfen, ganz scharf und eindeutig zu fassen.

Wenn wir in einer bestimmten Zelle den Ablauf eines morphologischen Vorganges beobachten, so ist die gegebene Konfiguration der Zellteile, deren Veränderungen wir eben »morphologischen Vorgang« nennen, eine wirkliche Zellstruktur.

Wenn z. B. die Secretbereitung sich bei mikroskopischer Analyse als eine Reihe von Veränderungen von Zellgranulis kundgibt, so sind die Granula für uns die dem betreffenden Vorgange adäquate Struktur.

Wenn der Zellteilungsvorgang im mikroskopischen Bilde als eine Reihe von Bewegungen, Veränderungen, Auftreten und Schwund von Plasmafäden oder ähnlichem erscheint, so sind eben diese Fäden die Struktur, deren Tätigkeit wir beobachten.

Es scheint beinahe müßig, solche Formulierungen niederzuschreiben. Es geschieht jedoch nur infolge der traurigen Erfahrung,

die ich gelegentlich der Diskussion zu meinem Vortrage »über Zerstörbarkeit und Restitutionsfähigkeit des Eiplasmas« und auch vielfach sonst gesprächsweise gemacht habe: Es wurde mir häufig der Einwand gemacht, das was ich durch Zentrifugieren im Ei zerstört habe, sei ja gar nicht das Wesentliche, nicht die eigentliche »Struktur« gewesen. Letztere sei vielmehr unbeschädigt, weil unsichtbar geblieben!

Es ist evident, daß hier eine Verwechslung der Begriffe vorliegt, deren Richtigstellung für das Weitere unbedingt notwendig ist; die Reihe von optischen Bildern, d. h. das einzig objektiv Gegebene, was wir z. B. den Vorgang der Karyokinese nennen, wurde zerstört; m. a. W. die Daten, durch welche wir das von uns Beobachtete sonst fixiert haben, sind andre geworden: also ist das Wesen des Vorganges (streng phenomenalistisch gesprochen, was ja hier das einzig Berechtigte ist) auch gestört worden. — Eben weil das Nötige, d. h. die Zellvermehrung, trotzdem und auf atypischem Wege zustande kam, d. h. erst nach Kenntnisnahme der Versuchsergebnisse, kommen wir zu dem oben angeführten, mir als Einwand vorgeschobenen, aber in Wirklichkeit von mir erwünschten Schluß, daß die sichtbaren Plasmastrukturen irrelevant usw. wären.

Um es nochmals zu rekapitulieren, glaube ich, daß die typischen morphologischen Bestandteile eines bestimmten Vorganges zu den Elementen der letzterem zugrunde liegenden Struktur gerechnet werden müssen.

Von dieser Definition ausgehend, wollen wir uns etwas genauer die Ergebnisse meiner ersten, im Jahre 1904 kurz publizierten Versuchsserie ansehn.

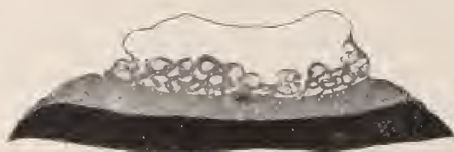
Von einer Plasmastruktur des Amphibieneies ist aus den soeben angegebenen Gründen nicht viel Bestimmtes zu sagen. Die Einzelheiten des einzigen Vorganges am Ei, für welchen die Struktur des Plasmas in dem einen oder dem andern Sinne beansprucht werden könnte — die Furchung, werden durch dichte Dottermassen zum Teil verdeckt. So viel ersichtlich, sind die Elemente der achromatischen Figur in keinerlei direkte Beziehung zu etwaigen sichtbaren präformierten Elementen des zwischen den Dotterplättchen befindlichen Plasmas zu setzen. Ich will daher auch nicht behaupten, durch das Zentrifugieren »die« oder »eine« Plasmastruktur zerstört zu haben. —

Hingegen läßt sich mit aller Bestimmtheit behaupten, daß das, was aus einer Vermischung der beiden durch die Zentrifuge ge-

trennten Phasen neu, sekundär entstand, in der Tat »Plasmastruktur« ist.

Letzteres können wir aus der näheren Untersuchung der betreffenden mikroskopischen Bilder schließen. Fig. 1 gibt uns bei schwacher Vergrößerung das bereits aus meiner ersten Mitteilung bekannte Bild eines durch die Zentrifuge hochgradig alterierten Froscheies. Das Ei wurde etwa 20 Minuten nach künstlicher Befruchtung während 8—10 Minuten zentrifugiert und sofort nach der Zentrifuge abgetötet.

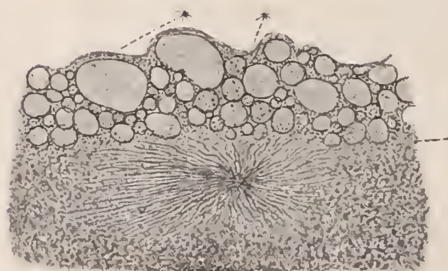
Fig. 1.



Schnitt durch ein zentrifugiertes Ei (20 Minuten nach künstlicher Befruchtung).

Wir sehen die animale Kalotte des Eies in eine einzige große, dünnwandige Blase umgewandelt, der sich basalwärts eine Zone einer grobschaumigen, pigmenthaltigen Substanz anschließt. Letztere schneidet ganz scharf mit einer leicht konkaven Fläche gegen eine tiefere, bei schwacher Vergrößerung homogene, ziemlich dunkle, völlig dotterfreie Zone ab. Weiter nach unten folgt schließlich eine mit dichten Dottermassen gefüllte Eipartie.

Fig. 1a.



Ein Ausschnitt desselben Objektes bei starker Vergrößerung (Zeiss Apoch. 2 mm. C. O. 8). * Untere Begrenzung der großen apicalen Blase.

Ich hatte sowohl aus der Betrachtung des Bildes und seiner Entstehungsweise wie aus weiter darzulegenden Gründen den ganzen Vorgang als eine mechanische räumliche Sonderung des Eiplasmas in ihre flüssigen und zähen Bestandteile erklärt. Dieser Erklärung (eine andre ist übrigens kaum denkbar) hat sich neuerdings auf Grund der Nachprüfung meiner Ergebnisse auch Ružička angeschlossen, indem er von einer Trennung des Plasmas in eine flüssige und feste Phase spricht.

Die nähere Untersuchung mit starken Vergrößerungen ergibt folgendes:

Das Ei befindet sich im Stadium des ersten Furchungsamphiasters. Die Teilungsfigur ist genau in der Grenze zwischen schaumiger und kompakter Plasmaschicht gelegen.

Das Bild der schaumigen Zone erleidet keine prinzipielle Veränderung auch bei Betrachtung mit starken Systemen. Die kompakte Zone erscheint dagegen im fixierten Zustande als »feinflockig«. Es sind die gleichen Gerinnungsbilder, wie wir sie im fixierten Hühnereiweiß oder Liquor Folliculi Graafiani wiederfinden, und wir haben, wie ich glaube, gar keine Veranlassung, sie in andrer als dieser Weise zu deuten.

Sehr bezeichnend ist der Charakter und das Verhalten der achromatischen Figur zum umgebenden Protoplasma:

Der Amphiaster (es ist im Schnitte nur der eine Pol getroffen) ist dem Plasma geradezu wie ein Fremdkörper eingelagert: die feinen fadigen Strahlen lassen sich streng individualisiert zwischen den Gerinnseln, zum Teil auch zwischen den Blasen verfolgen und laufen frei aus.

Von irgendeiner Beeinflussung des umgebenden Plasmafeldes seitens der achromatischen Figur, einer entsprechenden Orientierung der Plasmateilchen oder Blasen oder dergleichen — ist auch nicht die Spur zu merken.

Bei aller Reserve in der Beurteilung von fixierten Bildern kann ich nicht einsehen, welche prinzipiell wichtige Alteration der Verhältnisse im Lebenden das analysierte fixierte Bild uns zu befürchten geben könnte.

Wir wollen ja nur konstatieren, daß keinerlei Zusammenhang zwischen der achromatischen Figur und den beiden gesonderten Phasen des Plasmas besteht, und dieses kann, wie ich glaube, angesichts der sonstigen Fixierungsbilder, namentlich der im weiteren mitzuteilenden, nicht gut geleugnet werden.

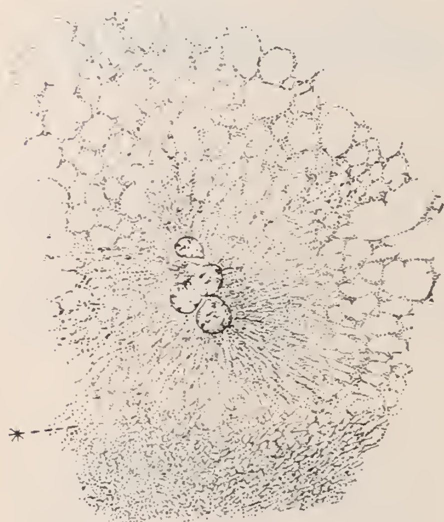
Wenn wir von der Herkunft der Amphiasterfigur absehen (sind wir ja in dieser Hinsicht im gegebenen Fall auf bloße Spekulation angewiesen), so müssen wir laut unsrer obigen Definition sagen, daß wir keinerlei »Struktur« im restierenden Plasmafelde nachweisen können, da der einzige morphologische Vorgang — die Karyokinese — keinerlei Beziehung zum umgebenden Plasma aufweist.

Sehen wir uns nun die entsprechenden Eier nach einigen Stunden an.

Die Veränderungen, welche die Eier inzwischen durchgemacht haben, sind enorm:

Die große apicale Enchylemmblase wurde fast spurlos resorbiert. die glatte kugelige Form der animalen Eioberfläche vollständig restituiert. Die scharfe Abgrenzung der beiden dotterfreien Zonen ist fast verstrichen. Der Übergang zwischen denselben ist ziemlich allmählich geworden, obwohl ein Gegensatz zwischen den beiden noch immerhin bestehen blieb.

Fig. 2.



Ausschnitt aus der »Übergangszone« zwischen kompakter und blasiger Plasmaschicht eines Froscheies derselben Versuchsserie nach erfolgter Plasmarestitution. * Grenzlinie zwischen beiden Zonen (Zeiss Apochr. 2 mm C. O. 8).

In der ganzen dotterfreien animalen Kalotte sind ziemlich zahlreiche Kerne zerstreut, welche meistens den Ausgangspunkt mächtiger Strahlungen bilden (Fig. 2).

Eine eigentliche Furchung fand nicht statt, wohl aber eine, wenn auch rudimentäre »Abgrenzung« einiger Blastomeren.

Die Analyse der Bilder mit starken Vergrößerungen wird durch die Erwägung, daß wir es mit Fixationsbildern zu tun haben, um vieles beeinträchtigt. Wir finden das Bild einer prachtvollen Wabenstruktur vor; inwieweit jedoch das Bild der Wirklichkeit entspricht, bleibt bis zu einem gewissen Grade unentschieden: Ružička glaubt z. B. dasselbe in meinen Objekten direkt für Artefakte erklären zu können und hält das Protoplasma für mikroskopisch homogen.

Ich glaube schwerwiegende Gegengründe, welche das fixierte Bild bedeutend rehabilitieren, anführen zu können.

Die große apicale Blase des Stadiums I ist kein Artefakt, weil am lebenden Objekte sichtbar und von Ružička sogar angestochen wurde. Wenn somit im Stadium II die Blase spurlos oder bis auf geringe Reste schwindet und an ihrer Stelle eine Menge kleinerer, aber ähnlich beschaffener Blasen auftreten, so dürfte ja kaum emandem einfallen, letztere für Artefakte zu erklären. Die Zone

der großen, unter Lupenvergrößerung sichtbaren Blasen geht jedoch ihrerseits so allmählich und ununterbrochen in das dichtere und feinere Gefüge, die eigentliche »Schaumstruktur« der tieferen Schichten über, daß es direkt undenkbar erscheint, an irgendeiner Stelle eine Marke zu ziehen und diesseits das Bild als naturgetreu, jenseits als Fixationsartefakt anzusehen. — Das Gesagte wird ganz besonders überzeugend, wenn man eine Strahlung aus dem Grenzgebiet zwischen beiden ursprünglichen Zonen betrachtet. Es werden von dem radiärrichtenden Faktor gleichzeitig mit den großen Blasen auch die feineren unter Verdacht stehenden Strukturen in Beschlag genommen, und wie sollte man sich hier das Zustandekommen des schaumigen Bildes als Fixationsartefakt eines »homogenen, strukturlosen« Substrates denken?

Wir können außerdem, beinahe zum Überfluß, noch ins Gedächtnis zurückrufen, daß bei gleicher Behandlungsweise die gleichen Eier einige Stunden vorher ein ganz andres Bild — neben grobem Schaum, eine dichte, kompakte Plasmamasse — boten.

Das Gesagte mag genügen, um aus unsern Fixationsbildern das für unsre Zwecke Nötige zu schöpfen.

Die beiden gesonderten Komponenten — Enchylemm und Hyaloplasma — haben sich vermengt und ein schaumartiges Gemenge geliefert.

Ist nun eine wirkliche Plasmastruktur daraus entstanden?

Ich glaube, daß diese Frage im positiven Sinne beantwortet werden muß, wenn man die sich nun abspielenden morphologischen Vorgänge berücksichtigt.

Um die meisten Kerne herum finden wir eine prächtige strahlige Figur, welche, wie wir schon gesehen haben, aus den Elementen, oder richtiger, durch die Elemente des Schaumes entsteht. Diese Strahlungen entsprechen vollständig den in vielen meroblastischen Eiern entstehenden Periplaststrahlungen und müssen wohl als abortive Versuche zur Bildung der achromatischen Figuren angesehen werden. Bei analogen Versuchen mit Tritoneneiern, die es in ihrer Entwicklung weiter brachten, habe ich auch echte Spindelbildung genau des gleichen Typus beobachten können (vgl. Morphologie und Biologie der Zelle, Jena 1904, Fig. 193).

Ein größerer Gegensatz im Bau der strahligen Figur wie in den Stadien I und II (zwei Zustände der gleichen Eier) ist kaum zu denken. Dort eine exquisit fadige Figur, ohne jede Beziehung zum umgebenden Protoplasma — hier gar keine individualisierte und

abgesonderte Einheit — vielmehr eine vage strahlige Anordnung der ganzen vorliegenden Plasmamasse, in welche alle verfügbaren Elemente — große Blasen und feine Waben — mit hineinbezogen wurden.

Ich glaube, daß wir auf Grund des oben Angeführten nicht umhin können zu behaupten, daß wir in dem vorliegenden Schaumgemenge eine Plasmastruktur vor uns haben: Letzteres will somit besagen, daß der morphologische Vorgang der Strahlen- (bzw. Spindel-) bildung in gegebenen Fällen vermöge eines bestimmten im Plasma vorliegenden strukturellen Gefüges geschieht.

Weitere, uns aber hier nicht näher interessierende Konsequenzen aus den Versuchsergebnissen wurden schon zum Teil in meiner vorläufigen Mitteilung angeführt: die Wabenstruktur kann nicht als Grundlage der Lebenserscheinungen im allgemeinen angesehen werden, da sie ja unter Umständen selbst erst sekundär gebildet wird. Sie ist vielmehr eine Arbeitsstruktur, da sie in gewissen Fällen spezielle Prozeße in der Zelle vermittelt bzw. ermöglicht.

Über ihre Entbehrlichkeit in denjenigen Fällen, wo sie normaler Weise vorhanden ist, lassen meine ersten Versuche keine bestimmte Äußerung zu.

Wenn wir die Tritonenblastomeren in den verschiedensten Stadien betrachten, so fällt es uns auf, wie sehr der ganze Zellhabitus von der auch in der Teilungszwischenzeit persistierenden mächtigen Strahlung des wabigen Plasmas beherrscht wird.

In meiner »Morphologie und Biologie der Zelle« hatte ich schon einige Beispiele dotterfreier Tritonenblastomeren mit einem ganz prächtig strahligen Bau gegeben. — Ich muß allerdings hervorheben, daß namentlich Fig. 193 (obere Zelle) viel zu roh ausgeführt ist und nicht entfernt das unendlich zarte und dichte Gefüge der Strahlung wiederzugeben vermag[1]. Diese mono- oder dicentrische Centrierung der Tritonenblastomeren auch in der Zwischenteilungsperiode ist ein ganz normales Vorkommnis.

Über die Ausbreitung der Polstrahlungen in den normalen, dottergefüllten Blastomeren läßt sich nichts Genaueres angeben, da die zarten Faserzüge sich schon sehr bald in der dichten Dottermasse verlieren.

In unsern dotterfreien Blastomeren ist es dagegen ein leichtes, die Strahlungen, ja auch einzeln individualisierte Strahlen, bis an die

[1] Es handelt sich hier um eine monocentrische Strahlung einer Blastomere in der Teilungszwischenzeit.

Zelloberfläche zu verfolgen: eine schönere Illustration für seine Zellcentrierung und organische Radien könnte sich M. HEIDENHAIN wohl gar nicht denken!

Und nun erweist es sich bei weiterer Untersuchung, daß dieser wohl als »normal« anzusehende Habitus der betreffenden Zellen für ihr Weiterbestehen und für den Ablauf der nächsten Lebenserscheinungen — d. h. der Zellteilungen — durchaus irrelevant ist.

Unter sonst gleichen Versuchsbedingungen und technischer Behandlung fanden sich in meinem Tritonen- und Froschmaterial einige Eier mit einem ganz eigentümlichen Verhalten ihres Plasmas.

Fig. 3.



Blastula eines Tritoneneies, welches im ungefurchten Zustande zentrifugiert wurde. Eine merkbare »Plasmarestitution«, etwa analog dem vorigen Objekt, hat nicht stattgefunden, die Furchung verlief aber trotzdem streng regelmäßig.

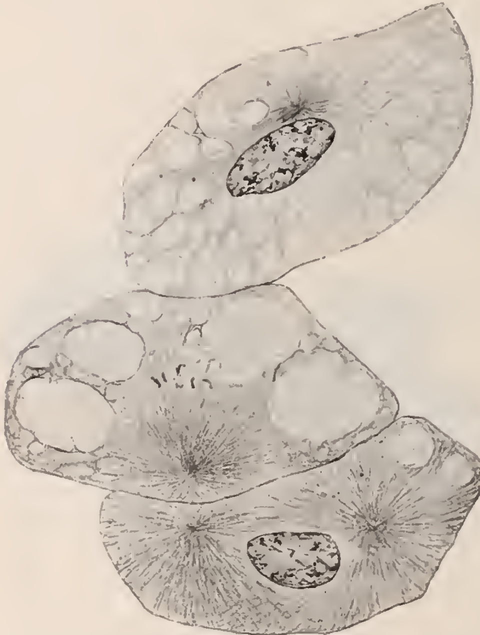
Der prägnanteste Fall ist in Fig. 3 u. 4 dargestellt.

Ein Vertikalschnitt durch ein Tritonenei zeigt uns eine sonst wohlgeformte Blastula, deren Dach und Seitenwände durch das Fehlen des Dotters nach Eisen-Hämatoxylinfärbung durch ihre helle Farbe von den übrigen Eipartien sehr deutlich abstechen.

Bei schwacher Vergrößerung fällt es schon auf, daß die dotterfreie Eihälfte aus einer helleren apicalen Kalotte und einer viel dunkleren tieferen Zone zusammengesetzt ist. Die Grenzlinie zwischen beiden ist ziemlich regelmäßig nach oben konkav und entspricht vollständig der typischen Marke zwischen großblasiger und kompakter Plasmaschicht unsrer früheren Versuche.

Die Unterschiede in der Plasmabeschaffenheit beider genannten Zonen sind ganz enorme und um so auffallender, als sie die regelmäßige Gliederung des Blastuladaches in einzelne, ziemlich zahlreiche Blastomeren auch nicht im geringsten beeinflussen: die Größe und Konfiguration der einzelnen Zellen bleiben sich ganz gleich, bzw. erstere nimmt gegen den Äquator etwas zu, ganz unbekümmert um ihre Plasmabeschaffenheit.

Fig. 4.



Ein Ausschnitt aus dem gleichen Objekt bei starker Vergrößerung (Apochr. 2 mm. C. O. 8).

Die Grenzlinie zwischen beiden Zonen ist, trotz ihrer Schärfe, ohne Belang auch für die in der Nähe gelegenen Zellgrenzen. Neben Blastomeren, die im ganzen der einen oder der andern Zone gehören, sind auch solche anzutreffen, deren Plasma sozusagen gemischten Charakters ist, d. h. welche durch die Grenzlinie durchschnitten werden. Besonders instruktiv ist in dieser Hinsicht die Zellgruppe (Fig. 4), wo neben einer durchweg vacuolisierten Zelle eine solche, die es zur Hälfte ist, und eine dritte, die nur mit ihrer animalen Spitze von dem Zerstörungsprozeß getroffen wurde.

Es fand somit eine regelrechte, typische Abfurchnug der animalen, dotterfreien Eihälfte ganz unbekümmert um die Plasmabeschaffenheit ihrer verschiedenen Abschnitte statt. Die Plasmastruktur erweist sich somit als ganz irrelevant für den ganzen Vorgang der Kern- und Zellteilung: weder das Furchungstempo noch die Zellgröße oder m. a. W. die räumliche Verteilung der Tochterkerne nach einer Mitose werden durch dieselbe in irgendeiner Weise beeinflußt.

Die Unterschiede in der Plasmabeschaffenheit beider betreffenden Eiabschnitte sind nichtsdestoweniger so bedeutend, als man sich dieselben nur irgendwie denken kann: hier dichtes, regelmäßig gefügtes Plasma, Strahlungen, die bis an die Zellperipherie reichen und sich durchkreuzen, dort eine regelmäßige hochgradige Vacuolisation des Plasmas, welche direkt an den pflanzlichen Habitus erinnert, kümmerliche, kurze Plasmastrahlung — und trotzdem weder qualitative noch quantitative Hemmung des Kern- und Zellteilungsvorganges!

Ich glaube, das Geschilderte mag genügen, um die Überschrift dieses Kapitels vollauf zu rechtfertigen:

Es gibt eine Reihe von Zellen, denen wir keine mikroskopische Plasmastruktur in unserm Sinne ansehen können, bei denen m. a. W. die morphologischen Elemente oder Bestandteile eines morphogenen Prozesses ganz unvermittelt innerhalb eines homogen erscheinenden Plasmafeldes auftauchen und ebenso spurlos schwinden. Um die Gencse und Beschaffenheit dieser Elemente zu erklären, werden in diesen Fällen diese oder jene hypothetichen Annahmen über den ultramikroskopischen Bau des Plasmas gemacht.

Wir kennen aber auch Zellarten, wie z. B. Tritonenblastomeren und mehrere andere, in denen wir eine Plasmabeschaffenheit erkennen, welche als eine persistierende, den morphogenen Prozeßen adäquate Struktur angesprochen werden muß, da letztere den ersteren zugrunde liegt, bzw. durch entsprechende Umformungen oder Umbildungen derselben die morphogenen Wandlungen sich kundgeben.

Versuche zeigen jedoch, daß auch diese »adäquat« erscheinende Struktur vollständig entbehrlich ist und ihre Zerstörung den Ablauf der morphogenen Prozesse nicht hemmt.

Nützt es nun etwa, uns auf das ultramikroskopische Feld zu begeben, wie es vielfach geschieht?

Wir haben in diesem Sinne unter anderm zwei Äußerungen aus der allerletzten Zeit zu verzeichnen. Die eine rührt von M. Heidenhain her und ist ausführlich in seinem Werke »Plasma und Zelle« dargelegt, die andre finden wir bei Ružička[1]):

»... die eigentliche Plasmastruktur auf ultramikroskopischem Gebiete gesucht werden muß, es muß eine Micellarstruktur sein« (S. 484).

Dieser Satz wird aus den Feststellungen deduziert, daß »auch die mikroskopisch homogene, flüssige Phase des Protoplasmas einen

[1]) Ergebnisse von Merkel u. Bonnet für 1906.

Teil der lebenden Substanz enthalten muß« und erscheint als solcher gewiß begründet.

Nun folgen aber darauf Äußerungen, die einer Betrachtungsweise entspringen, welche von der unsrigen diametral verschieden ist und somit an dieser Stelle kritisch besprochen werden mag, damit wir über den Begriff der Plasmastruktur ins klare kommen. »Die Strukturen, die wir sehen,« sagt Ružička, »sind also nicht die wirklichen (von mir gesperrt), diese liegen auf ultramikroskopischem Gebiete, während jene sozusagen eine in unsern Sehbereich gerückte Projektion der letzteren darstellen« (S. 484).

Und weiter heißt es: »Doch hat sich Heidenhain mit seinen Darstellungen der Anerkennung der Strukturlosigkeit des Protoplasmas außerordentlich genähert. Denn kann man die Elementarfibrille des Muskels nicht finden, weil sie ultramikroskopisch, molekulär ist — was bedeutet dies andres, als daß der Muskel keine mikroskopische Struktur besitzt? (vom Verf. gesperrt).

Die elementare Muskelfibrille ist eine Metastruktur. Als solche ist sie jedoch eine physiologische Vorstellung (von mir gesperrt) ohne jeden morphologischen Inhalt« (S. 498).

Diese Äußerungen sind für uns insofern von prinzipiellem Interesse, als sie sozusagen typisch für die ganze, von vielen Autoren wie Schlater, M. Heidenhain und andern vertretene Anschauung sind, aber noch mehr, weil sie in der Tat die notwendige logische Konsequenz jeder Betrachtungsweise sind, welche die mikroskopischen Schwierigkeiten auf ultramikroskopischem (micellärem) Wege zu lösen sucht. Ich will hier jede Zweideutigkeit vermeiden und expressis verbis folgendes hervorheben: wenn die sichtbare Struktur zerstört und wiederum restituiert werden kann, wie es in meinen Zentrifugeversuchen geschah, so muß selbstverständlich daraus gefolgert werden, daß die betreffende Struktur »keine eigentliche vitale ist, sondern ihrerseits Erzeugnis einer uns nicht bekannten ultramikroskopischen Beschaffenheit des Plasmas« (Gurwitsch, S. 152)[1].

Etwas andres ist es dagegen, wenn man die »ultramikroskopische Eigenschaft« durch eine »ultramikroskopische Struktur« hypostasiert, wobei man sich über letztere bindende Vorstellungen bildet und sie sogar direkt für ein Miniaturbild der mikroskopischen Beschaffenheit hält.

Ich behaupte nun, daß da, wo die mikroskopische Struktur uns

[1] Verhandl. d. Anat. Gesellschaft. 1904.

einen auf Grund ihrer Beschaffenheit sich abspielenden morphogenen Prozeß nicht erklären kann, eine hypostasierte micelläre, ultramikroskopische Struktur es ebensowenig zu tun vermag und eine Konstruktion derselben ganz nichtssagend, oder richtiger gesagt, gar nicht zur Sache gehörend ist.

Wenn wir bedenken, daß micelläre und analoge Vorstellungen der Arbeitsmethode der Molekularphysik entlehnt sind, so ist es vor allem angezeigt zu fragen, welcher Art die Anwendung der molekulären Betrachtungsweise auf ihrem eigentlichem Muttergebiet denn ist. Es erweist sich ohne weiteres, daß dieselbe auf die Erforschung der Eigenschaften der Materie als solcher, d. h. eines unbegrenzten, beliebigen, in sich homogenen Quantums beschränkt ist. Maschineneigenschaften, Maschinenprobleme, kurz alles, was mit Konfigurationseigenschaften und anomogener Architektonik eines typisch konfigurierten Systems zusammenhängt, wird wohl kein Mensch aus den molekulären Eigenschaften der zusammensetzenden Teile ableiten wollen.

Wenn wir somit lesen, daß »die Strukturen, die wir sehen, sind nicht die wirklichen, diese liegen auf ultramikroskopischem Gebiete« (Ružička, l. c., vgl. S. 508), so müssen dieser und ähnliche Sätze die allerschwersten Bedenken erwecken.

Was ist denn unser eigentliches Problem z. B. angesichts einer karyokinetischen Figur? Ist es ihr räumlich gegliedertes, maschinenartig anomogenes Gefüge oder die Frage nach der Zusammensetzung ihrer Chromosomen, Strahlen usw. aus einzelnen ultramikroskopischen »Micellen« oder sogar nach rein mikroskopischen Altmannschen Granula? Ich glaube, es wird niemand zögern, sich für ersteres auszusprechen.

M. Heidenhain hat treffend hervorgehoben, daß die »höheren Funktionen des Organismus« als die nach Dimensionen des Raumes orientierten definiert werden können; diese Orientierung soll den Protomeren im allgemeinen noch nicht eigen sein und »erst auf der Basis der geordneten Zusammenfügung der Protomeren, also erst an räumlich orientierten Strukturen höherer Ordnung zustande kommen« (S. 499).

Diese Worte passen aufs beste auf unser beistehendes Beispiel der Karyokinese.

Die Differenz unsrer Gesichtspunkte ergibt sich jedoch daraus, daß ich eben in der »geordneten Zusammenfügung« der Protomeren (von mir gesperrt) den Kernpunkt der Frage erblicke, während

Heidenhain und die micelläre Betrachtungsweise im allgemeinen sein Interesse den Eigenschaften der Protomeren widmet und die »geordnete Zusammenfügung« gewissermaßen »von selbst« hervorgehen läßt.

Dieser kleine Exkurs mag genügen, um die Sachlage in unsrer speziellen Frage zu klären. Der Vergleich der Beschaffenheit des Zelleibes in den Zellen beider Zonen unsres Objektes (Fig. 3) ergibt uns, daß der präsumierte Mechanismus der Zellteilung straflos zerstört werden darf. An Stelle einer »Maschine« haben wir nur die sie zusammensetzende »Materie« gewissermaßen in ihren Urzustand versetzt, aber nicht beschädigt. Stehen wir nun auf dem »Micellarboden«, so behaupten wir, daß diese architektonisch formlose, d. h. aus Protomeren bestehende »Materie« vermöge der Eigenschaften der Protomeren selbst, sich wiederum zu einer räumlich orientierten Maschine aufbauen kann. Es erscheint aber dieses direkt absurd, wenn wir nicht eine der beiden Hilfsannahmen dazu machen: entweder sind die »Micellen« verschiedenartig in ihrem Bau oder Eigenschaften, oder ist die Verteilung in der »formlosen Materie« doch nach einer bestimmten Gesetzlichkeit anomogen. Beides entrückt wiederum das Problem dem micellaren Boden, auf welchen es zurückgeführt werden sollte.

Soweit die lokalisierenden Faktoren der Zellteilung auf räumlich im Zelleibe verteilten Verschiedenheiten des Plasmas beruhen, müssen sie somit durch den experimentellen Eingriff unfehlbar irgendwie beeinflußt oder alteriert worden sein, denn es ist ja ganz offenbar, daß die Plasmateile dabei in hochgradiger Weise verschoben wurden.

Daß die Furchung trotzdem und ungestört verlief, kann in zweierlei Weise erklärt werden.

1. Es ist denkbar, daß die als lokalisierender Faktor tätige Anomogeneität des Plasmas der Art ist, daß die vorgekommenen Alterationen derselben das Wesentliche an ihr nicht beeinträchtigen: dies wäre z. B. der Fall, wenn es sich um polare Verschiedenheiten des Plasmas längs der Eiachse gehandelt hätte, die ja durch die Zentrifuge eher verschärft werden.

2. Wäre es denkbar, daß doch, entgegen der vielfach vertretenen Annahme von einem Zusammenwirken von Kern und Plasma, der zeitlich und räumlich das Zustandekommen der Zellteilung bestimmende Faktor nur im Kern (bzw. im Cytocentrum) zu suchen sei?

II. Teil.

Über die Vorbedingungen zur Furchung im zentrifugierten Froschei.

Zur Entscheidung in dem einen oder dem andern Sinne ließ ich mich durch folgende Erwägungen leiten.

Denken wir uns z. B. einen Fall verwirklicht, welcher den experimentellen Erzeugnissen von WILSON und BOVERI am Seeigelei analog wäre: es erfolge eine wiederholte Kernteilung ohne entsprechende Abfurchung, worauf eine simultane Mehrfachteilung des Eies, entsprechend der Anzahl und der Lagerung der vorhandenen Furchungskerne nachfolge. Wir dürfen annehmen, daß in der Regel wenigstens die Furchungskerne innerhalb des ungeteilten Plasmateiles die ihnen normaler Weise zukommenden Stellungen einnehmen, daß somit, nach verspäteter Abfurchung des Eies, ein in jeder Hinsicht der Norm entsprechendes Entwicklungsstadium erreicht wird.

Stellen wir uns nun vor, daß die Furchungskerne während des syncytialen Zustandes des Eies innerhalb desselben künstlich verschoben wären, und zwar derart, daß nicht nur eine Vertauschung ihrer Lage, sondern auch z. T. wenigstens auch eine von der Norm abweichende Verteilung derselben in bezug auf die Eiachsen stattfinden sollte.

Denken wir uns nun jetzt die den Furchungsvorgang bis dahin hemmende Ursache aufgehoben: was haben wir nun von der weiteren Entwicklung zu erwarten?

Das Froschei gehört entschieden nicht zu denjenigen, bei denen eine streng typische (in bezug auf die Eiachse) Furchung zum notwendigen Postulat gehört.

Es wäre vielmehr an und für sich sehr wahrscheinlich, daß, entsprechend der neuen Kerngruppierung, eine atypische simultane Zerklüftung der ungefurchten Plasmamasse erfolgen kann, aber unter bestimmten Voraussetzungen, die sich folgendermaßen rubrifizieren lassen:

A. Sind die Kerne, unter sich oder die verschiedenen Plasmaterritorien untereinander verglichen, in jeder Hinsicht identisch, so kann die »Verschiebung« der Kerne keine weiteren Folgen nach sich ziehen.

B. Ist nur der Kern oder nur das Plasma für das Zustandekommen des Zellabgrenzungs-(Furchungs-)aktes maßgebend, so können auch eventuelle Verschiedenheiten innerhalb der Kerne oder der betreffenden Plasmabezirke von keiner weiteren Wirkung sein, da es

ja selbstverständlich zur Voraussetzung gehört, daß Kerne und Plasma sich in einer Verfassung befinden, welche den Teilungsakt erheischt und es sich nur um den Faktor handelt, welcher den unmittelbaren Anstoß, das »wann und wie« des Vorganges angibt.

C. Sind aber beide Partner, Kern und Plasma, in letzterwähnter Weise an dem Teilungsvorgange beteiligt, so müssen natürlich in diesem Fall regionäre Verschiedenheiten der Plasmabezirke bzw. der einzelnen Furchungskerne einen Rückschlag auf das Zustandekommen der Zellabgrenzungen ausüben, indem der Fall sich ereignen kann, daß ein bestimmter Kern zu einem bestimmten Plasmabezirk, wohin er künstlich verpflanzt wurde, »nicht paßt«.

Wie wir uns im speziellen diese als möglich präsumierten »Verschiedenheiten« denken, kann vorläufig unberücksichtigt bleiben. Es ist klar, daß dieselben mit den Verschiedenheiten der prospektiven Potenzen durchaus nicht verwechselt werden dürfen, da ja unsre Fragestellung sich auf ganz andre Erscheinungen bezieht.

Ich beschränke mich hier, um die Sachlage zu klären, auf den Hinweis, daß z. B. die Preßversuche von O. Hertwig und andern, durch welche meines Erachtens die Gleichwertigkeit der Furchungskerne in bezug auf ihre prospektiven Potenzen sehr überzeugend dargetan wird, für unser Problem nichts aussagen, da, soweit aus den Versuchsbedingungen zu ersehen, die Kerne aus ihrem normalen Milieu, aus dem für dieselben »passenden« Plasma, nicht herausgerissen wurden.

Ich glaubte nun, auf Grund dieser Erwägungen annehmen zu dürfen, daß unter Verwirklichung entsprechender Versuchsbedingungen bzw. nötiger Kontrollversuche das Ausbleiben einer nachträglichen Abfurchung in einem experimentell »syncytial« gemachten Froschei auf die letzterwähnte Eventualität (C.) hinweisen muß und somit die am Schluß des vorigen Kapitels aufgeworfene Frage beantwortet werden kann.

Um das Froschei in den nötigen syncytialen Zustand zu versetzen, habe ich ein Verfahren eingeschlagen, welches, wie so oft bei biologischen Experimenten, erst auf Umwegen zum Ziel führte: das von mir Erwünschte war aus technischen Gründen nicht zu erreichen, die Ergebnisse der Versuche gaben mir aber trotzdem die nötige Auskunft in ganz unverhoffter Weise.

Ich versuchte nämlich die Eier auf verschiedenen Furchungsstadien zu zentrifugieren, und hoffte dabei, durch den Andrang der

Dotterplättchen die Zellgrenzen zu zerstören und sozusagen eine Zellfusion zu erzeugen, in welcher dann die typische Schichtung der Plasmabestandteile auftreten müßte. Die Kerne müßten, ihrem entsprechenden spezifischen Gewichte entsprechend, sich in einer bestimmten Eiregion gruppieren, somit ihre ursprünglichen Stellungen aufgeben.

Nachdem sich das Ei vom Eingriff erholt hätte, könnten die Kerne die Wanderungen vornehmen, wobei infolge des total veränderten Eigefüges und des stark divergenten spezifischen Gewichtes der künstlich erzeugten Eizonen anzunehmen wäre, daß die Kerne im allgemeinen in ihre ursprüngliche Stellung nicht zurückgelangen.

Es wäre nun zu prüfen, wie und ob überhaupt die Furchung wiederum einsetzen könnte.

Mit der mir zur Verfügung stehenden Zentrifuge gelang es mir nicht, das Zerstörungswerk im gewünschten Maße zu vollziehen. Die Zelloberflächen erwiesen sich in den meisten Fällen fest genug, um dem Andrang der Dotterplättchen nicht nachzugeben, und blieben bis auf wenige Ausnahmen intakt. Innerhalb jeder Blastomere spielten sich jedoch die bekannten Vorgänge der Plasmaschichtung und der Zurückdrängung der Dotterplättchen in eine Zellecke ab. Je kleiner die Blastomeren, desto geringer war der Einfluß des Zentrifugierens, was sich vor allem an der Pigmentwanderung erkennen ließ.

Indem in den animalen Zellen des früheren Morulastadiums sehr bald die oberflächliche Pigmentschicht in die Tiefe rückte und die Eioberfläche sich in schmutziggelber oder aschgrauer Farbe verfärbte, blieb an späteren Furchungsstadien jede Spur des Eingriffs, von der Abflachung bzw. Einstülpung des Blastuladaches abgesehen, aus.

Durch diesen Mißerfolg entmutigt, überließ ich die Eier des 4-Zellenstadiums und der nächsten Furchungsschritte ihrer Weiterentwicklung, wobei etwa 30 Vierer isoliert und jedes einzeln frisch untersucht wurde, wobei eine völlige Identität des Außenbildes bei Lupenvergrößerung konstatiert wurde. Es wurden davon einige sofort fixiert, die übrigen in drei Portionen, die letzte nach 24 Stunden.

Bei näherer Untersuchung des spätesten Stadiums ergaben sich recht eigentümliche Zustände, welche mir, wie gesagt, und zwar viel klarer, als es bei der beabsichtigten Versuchsanordnung sein konnte, die gewünschte Auskunft gaben.

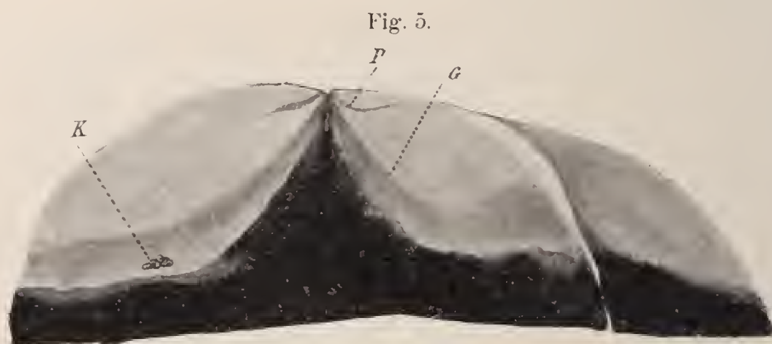
Nach 10 Minuten Zentrifugierens hob sich die animale Hälfte sehr scharf durch ihre helle schmutziggelbe Farbe von der dunklen

tieferen Übergangszone und der weißen vegetativen Hemisphäre ab. Die eigentümliche Verfärbung rührt von der kompletten Verdrängung des Pigmentes von der Eioberfläche ziemlich tief in das Eiinnere her.

Die Untersuchung auf Schnitten ergab die bekannte, sehr regelmäßige Schichtung von großblasigem Plasma an der animalen Oberfläche, eines dichteren, dotterfreien in der Tiefe; letztere Schicht schnitt sehr scharf gegen den Dotter ab. Die Kerne waren stets innerhalb der dichten Schicht in der Nähe der Dotteroberfläche gelagert.

Die nähere Prüfung der Schichtung innerhalb der einzelnen Blastomeren gibt uns interessante Aufschlüsse über die Konsistenz der

Fig. 5.



Zentrifugiertes Froschei auf dem 4-Zellenstadium, gleich nach Herausnahme aus der Zentrifuge fixiert. *K* = Kern, *P* = Pigmentstraße, *G* = Grenzfläche zwischen großblasiger und kompakter Plasmaschicht.

oberflächlichen Schichten der Blastomeren. Die Grenzflächen des großblasigen und des dichten Plasmas bilden innerhalb jeder Blastomere einen ausgesprochenen Meniskus, dessen Ränder sich besonders steil an der medialen Wand der Blastomeren erheben. An der Bildung des Meniskus beteiligt sich in noch markanterer Weise auch die Plasmadotter-Grenzfläche (Fig. 5).

Die Meniskusbildung tritt jedoch nur während des Einschneidens der Furche auf; bis an den Grund der Furche reicht auch die schmale Zunge der Dotterplättchen. In den Fällen, wo die Furche schon tief in die Dottermasse eingeschnitten, merkt man nichts mehr von einem Meniskus — die Grenzschichten werden eben.

Von dem oberen Meniskusrande, welcher, wie erwähnt, mit dem Furchungsgrunde zusammenfällt, ziehen tangential zur Meniskusfläche dichte, parallele Plasmazüge mit deutlich strahligem Gefüge.

Sie gehen ohne scharfe Grenze in das allgemeine dichte Plasmagefüge auf[1]).

Vergleichen wir die in unserm letzten Experiment erzielten Bilder mit den Zuständen, wie sie in den früher publizierten Versuchen an ungefurchten Eiern vorlagen, so scheinen die Unterschiede auf den ersten Blick nicht besonders bedeutend zu sein. Der Eingriff scheint in der letzterwähnten Versuchsserie sogar gewaltsamer gewesen zu sein, da die animale Eikalotte mit großen Enchylemmblasen bedeckt erschien (vgl. Fig. 4 u. 5 der Mitteilung in den Verh. d. anat. Gesellschaft, 1904).

Die Stratifikation des Eies war hier eine sehr vollständige, wobei die einzelnen Schichten durch regelmäßige parallele Flächen voneinander abgegrenzt erschienen. Gerade im letzten Punkte weichen die im gefurchten Zustande zentrifugierten Eier des jetzigen Versuches nicht unbedeutend ab, da infolge des verschiedenen Kohäsionszustandes der einzelnen Eibezirke und der verschieden tief einschnei-

---

[1]) Die mitgeteilten Tatsachen führen uns zu einigen wichtigen Schlüssen bezüglich des Aggregatzustandes des Protoplasmas:

1. Die Plasmaschicht unterhalb der Meniskusfläche besitzt einen bestimmten Grad von Zugfestigkeit, fällt somit in den Bereich der festen Phase. Es findet somit meine Deutung der Ergebnisse meiner ersten Mitteilung (vgl. Fig. S. 501) ihre volle Bestätigung: es werden die flüssigen von den zähen Bestandteilen des Plasmas durch die Zentrifuge räumlich getrennt.

Soviel ich sehe, ist es der erste direkte Nachweis der Zugfestigkeit des indifferenten Plasmas, obwohl schon durch die Untersuchungen und präzisen Fragestellungen Rhumblers der Sachverhalt einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit gewann.

2. In den streifigen Plasmazügen, die den Meniskusrand bilden, haben wir ein sozusagen handgreifliches Zeugnis des Zuges, dem die Plasmamasse durch die Zentrifuge ausgesetzt worden ist. Es ist somit ein strikter Beweis erbracht worden, daß durch Zugwirkungen am Plasma strahlenartige Bilder erzeugt werden können, was uns allerdings zur Umkehrung des Satzes, d. h. zur Erklärung der (oder aller? Plasmastrahlungen durch Zugwirkung nicht im entferntesten berechtigt.

3. Aus dem Aussehen der oberhalb der Meniscusfläche gelegenen, oberflächlichsten Plasmaschicht, dürfen wir auf ihre flüssige Beschaffenheit schließen, da die häufig innerhalb der Schicht auftretende weitere Sonderung (wie z. B. großblasig-kleinblasige Unterschichten, Abgrenzung von Pigmentstreifen) stets ohne jede Spur von Meniskusbildung verläuft, d. h. die Begrenzungsflächen streng eben sind.

4. Der Zelldurchschnürung, wie auch der Furchenbildung, geht eine beträchtliche Verdichtung des entsprechenden Plasmastreifens voran, ein Satz, der auch schon vielfach und mit guten Gründen angenommen worden ist, aber nicht strikte bewiesen werden konnte.

denden Furchen die Schichtung viel kompliziertere Formen annahm und die bedeutende Meniskusbildung zu merklichen gegenseitigen Verschiebungen der Eisubstanzen in axialer Richtung gegeneinander führte.

Die morphologisch nachweisbaren Unterschiede in den Ergebnissen beider Versuchsserien genügen allerdings nicht, um einen grundsätzlich abweichenden Entwicklungsgang in beiden Fällen zu prophezeien.

Es müssen jedoch andre Umstände in Erwägung gezogen werden, die uns möglicherweise den Schlüssel zum Verständnis des Weiteren geben können.

Wie wir durch die interessanten Versuche Brachets wissen, nimmt die Determiniertheit des Froscheies in schnellem Tempo gleich nach der Befruchtung zu, und zwar derart, daß schon innerhalb 45 Minuten (wir finden bei Brachet keine Angaben über Temperatureinfluß) das Froschei seine Regulationsfähigkeit fast völlig eingebüßt hat. Die Versuche meiner ersten Serie (an ungefurchten Froscheiern) fielen in den vorkritischen Zeitpunkt (20 Minuten nach künstlicher Befruchtung), in den Versuchen der zweiten Serie hatte ich es dagegen selbstverständlich mit einem völlig determinierten Ei zu tun.

Wenn man noch dazu in Betracht zieht, daß in den ersten Experimenten bis zur ersten Teilung 2—3 Stunden verstreichen, während dessen das Ei Zeit zur weitgehenden Regulation gewinnt, die Versuche der zweiten Serie dagegen die Eier in reger Teilungstätigkeit überraschen, so wird es uns weniger sonderbar erscheinen, daß die Entwicklung der Eier in beiden Versuchen so sehr verschieden verlief.

Die Unterschiede beider Typen sind, wenn man sich so ausdrücken darf, weniger quantitativer als qualitativer Art, indem nicht so sehr die Intensität der Entwicklung, die »Lebensenergie« des Eies geschwächt erscheint, als vielmehr ein »Regulativ« in der Entwicklung ausfällt und dieselbe zuweilen außer Rand und Band gerät. Es treten aber gerade aus letzterem Grunde mehrere in der normalen Ontogenese gewissermaßen verborgen bleibende Faktoren auf, die in den ersten Stadien derselben eine wichtige Rolle zu spielen berufen sind.

Der erste Satz läßt sich durch das außerordentlich rege Teilungstempo nicht nur in der animalen, sondern auch in der vegetativen Sphäre der zentrifugierten Eier bekräftigen.

Der zweite Satz scheint mir eine adäquate Charakteristik für das eigentümliche Ausbleiben mehrerer Einzelprozesse, wofür kein greifbarer Grund angegeben werden kann. Der dadurch angerichtete

Schaden wird wiederum vielfach durch eigentümliche neue Prozesse rückgängig zu machen versucht, die in der normalen Ontogenese verborgen bleiben oder fehlen und den Charakter des Regulativen an sich tragen.

Zirka 24 Stunden nach der Herausnahme aus der Zentrifuge fanden sich ziemlich späte Furchungsstadien vor, denen man ihren höchst sonderbaren Entwicklungsgang von außen nicht ansehen konnte: man sah nur, daß die vegetative Hemisphäre z. T. wenigstens in ihrem ursprünglichen Zustande verblieb, ein größerer oder kleinerer Abschnitt der Eioberfläche dagegen in kleine Furchungszellen zerlegt wurde. Die helle, entpigmentierte Kalotte war noch als ziemlich scharf begrenzte Zellgruppe zu erkennen.

Die nun zu schildernden, höchst mannigfaltigen Schnittbilder finden sich z. T. in den Arbeiten von O. Hertwig und von Morgan vor. Abgesehen davon, daß ihre Diskussion bei diesen Autoren von ganz andern Gesichtspunkten ausging, ist die Verwertung derselben in unserm Sinne dadurch sehr stark beeinträchtigt, daß die genaue Topographie von dotterhaltigen und dotterfreien Territorien an denselben nicht zum Vorschein kommt.

Wie aus der Schilderung meiner ersten Versuche erinnerlich (l. c. Fig. 4—6), entwickelten sich aus den im ungefurchten Zustand zentrifugierten Eiern wohlgeformte Blastulae, deren Dach zum größten Teil aus dotterfreien Blastomeren bestand. Im Vergleich zu normalen Blastulae derselben Stadien zeichneten sich die experimentell erzeugten nur durch eine Annäherung an den meroblastischen Furchungstypus aus, wobei jedoch, wie bei verschiedenen schwer beladenen holoblastischen Eiern, der Unterschied zwischen kleinzelligen Keimesabschnitten und ungefurchter vegetativer Hemisphäre ein ganz allmählicher war, indem gegen den Äquator zu die Größe der Blastomeren progressiv zunahm und eine Demarkationsebene zwischen gefurchten und ungefurchten Eiabschnitten nicht gezogen werden konnte.

Von diesen Verhältnissen stechen sehr hochgradig die Bilder unsrer jetzigen Objekte ab. Ich will zunächst einige allen Eiern gemeinsame Züge hervorheben, um dann etwas näher bei den einzelnen Fällen zu verweilen.

Da die Mehrzahl der untersuchten Objekte sich bereits auf dem Stadium der kleinzelligen Blastulae befand, so war der Gegensatz zwischen kleinzelliger Abfurchung der animalen Hälfte und der aus

den ursprünglichen vier Quadranten bestehenden vegetativen Hemisphäre meistens ein sehr auffallender. Übergangszonen, d. h. Anhäufungen von gröberen Blastomeren, waren, wie übrigens auch in den Objekten von O. Hertwig, nicht zu beobachten.

Was die Anwesenheit der Kerne in den nicht gefurchten Eiabschnitten betrifft, so ist schon hier hervorzuheben, daß nicht nur in der Gegend der Äquatorialzone, sondern sogar bis tief in die kompakte vegetative Dottermasse, zuweilen in größerer Zahl Furchungskerne nachgewiesen werden konnten. Die Untersuchung jüngerer Stadien (Fig. 6) lehrt uns, daß eine relativ reichliche Versorgung der ungefurcht bleibenden Eiabschnitte mit Kernen schon frühzeitig erfolgt. So habe ich z. B. in der vegetativen, ungefurchten Hemisphäre der Fig. 6 bis 25 Kerne zählen können.

Fig. 6.



Ein weiteres Entwicklungsstadium der Versuchsserie der Fig. 5. Zahlreiche, normal aussehende Kerne auch in den ungefurchten Eiterritorien verteilt. * Eine Gruppe von vier Blastomeren, die miteinander in Verbindung bleiben. Der punktierte Eibezirk — völlig dotterfrei.

In diesen jüngeren Stadien zeichnen sich diese »syncytialen« Kerne im Habitus und Größe von den Kernen der Blastomeren in keiner Hinsicht aus, um so mehr jedoch in den späteren Entwicklungsetappen, zu welchen unsre Hauptobjekte gehören. Hier finden wir fast ausnahmslos (Fig. 7—10) in der Äquatorialzone die bereits von O. Hertwig geschilderten Riesenkerne vor, wogegen die in die vegetative Hemisphäre tiefer vorgedrungenen Furchungskerne ihre ursprüngliche normale Größe und ihren Habitus beibehalten. Abgesehen von ihrer enormen Größe und gelappten Form, bieten erstere Kerne meistens auch Eigentümlichkeiten in ihrer Struktur: Neben solchen mit größeren und kleineren Chromatinbrocken oder gewöhnlichem Chromatinnetz fällt in den meisten Kernen schon bei schwachen Vergrößerungen im Centrum des hellen Bläschens ein großer rundlicher oder länglicher

Chromatinklumpen auf, von welchem streng radiär, speichenartig nach allen Seiten dünne, geradgestreckte, regelmäßig konturierte Chromatinfäden abgehen (Fig. 7b).

Fig. 7.



Ei derselben Versuchsserie nach 24stündiger Weiterentwicklung abgetötet. * Grenzlinie zwischen gefurchter und ungefurchter Hälfte des Blastuladaches. K = Kern.

Ich zweifle nicht daran, daß wir es hier mit Fixationsprodukten zu tun haben.

Aus der höchst auffälligen Konstanz derselben und aus ihrem ganz ungewohnten Aussehen dürfen wir aber wohl schließen, daß das Bild einem recht eigentümlichen und für den gegebenen Kernzustand konstantem Bau derselben entspricht. Die Deutung dieser Fällungsbilder wird wohl stets etwas hypothetisch bleiben müssen; ich glaube jedoch auf Grund der Experimente von

Fig. 7a.



Fig. 7b.

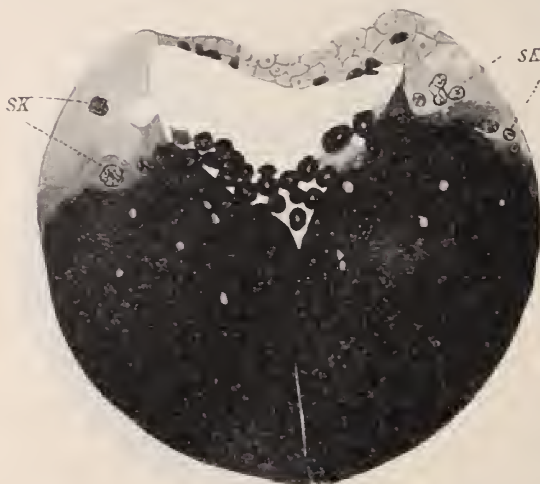


Fig. 7a. Teil des Blastuladaches der Fig. 7. Fig. 7b. Einige »Syncytialkerne« aus dem Ei der Fig. 7.

A. Fischer provisorisch annehmen zu dürfen, daß wir es wohl mit stark gequollenen und unter Spannung befindlichen Blasen zu tun

haben, deren relativ kompakter centraler Klumpen gewissermaßen als Kristallisationscentrum bei der Fällung des gequollenen Inhaltes funktioniert. Es wird sich vorläufig auch nicht entscheiden lassen, inwieweit das enorme Volumen der Kerne im fixierten Bilde ihrem tatsächlichen Verhalten entspricht.

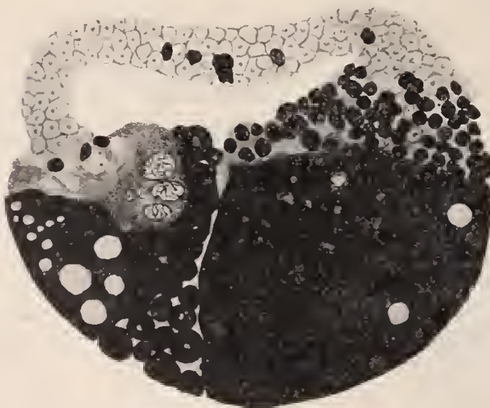
Fig. 8.



Ei derselben Versuchsserie nach 24stündiger Weiterentwicklung abgetötet. *SK* = Syncytiale Kerne.

Diese Kerne treten überall in ungefurchten Eiterritorien, sowohl in rein plasmatischen wie in dotterhaltigen auf; in kleinerer Zahl, aber immerhin recht häufig, findet man daneben auch völlig normal aussehende Kernindividuen.

Fig. 9.



Ei derselben Versuchsserie nach 24stündiger Weiterentwicklung abgetötet.

An der Begrenzung der in der Regel unregelmäßig gestalteten Blastulahöhle beteiligen sich neben den zellulären Massen auch größere ungefurchte Eiterritorien. Neben der unverkennbaren Blastulahöhle finden sich nicht selten und dicht benachbart größere und kleinere scharf umgrenzte Blasen und Höhlen vor, die nur zum kleinsten Teil oder auch gar nicht das gefurchte Eigebiet tangieren (vgl. namentlich Fig. 7). Ob es sich hier nun um abortive regulatorische Versuche zur nichtzellulären

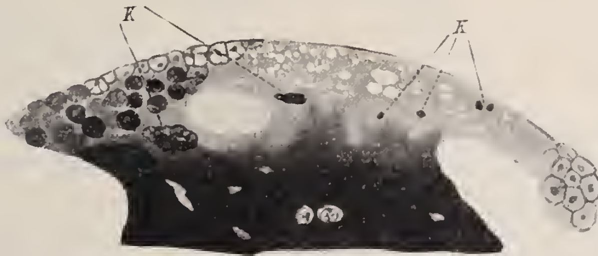
Vergrößerung der Blastulahöhle handelt, bleibt zunächst dahingestellt. Ich will hier im Zusammenhang nur der bekannten Angaben von Lillie über Formbildung ohne Furchung und von Eismond — über Entwicklung der Blastulahöhle bei Selachiern gedenken[1]).

Diese Nebenhöhlen sind zuweilen abgeschlossen, kommunizieren aber auch vielfach mit der echten Blastulahöhle.

Ich möchte schon hier auf den besonders interessanten Fall der Fig. 7 aufmerksam machen, wo die Beteiligung eines großen, ungefurchten Plasmaterritoriums an der Bildung des Blastuladaches ganz evident ist.

Das Hauptinteresse unsrer Objekte und der Kernpunkt der ganzen Untersuchung konzentriert sich auf die eigentümlichen und ganz

Fig. 10.



Teil eines Eies derselben Versuchsserie nach 24stündiger Weiterentwicklung abgetötet.

unerwarteten Beziehungen zwischen Dotterverteilung und Furchung.

Gegen alle Erwartung und vielfältige experimentelle Erfahrung finde ich an meinen Objekten keine unmittelbare Beziehung zwischen Plasmareichtum eines bestimmten Eiterritoriums und seiner Furchungsintensität.

Als allgemeine Regel sehen wir freilich auch hier die animale, völlig dotterfreie, rein plasmatische Kalotte abgefurcht, die dottergefüllte vegetative Eihälfte in ihrem ursprünglichen, im Augenblick des experimentellen Eingriffes fixierten Zustande.

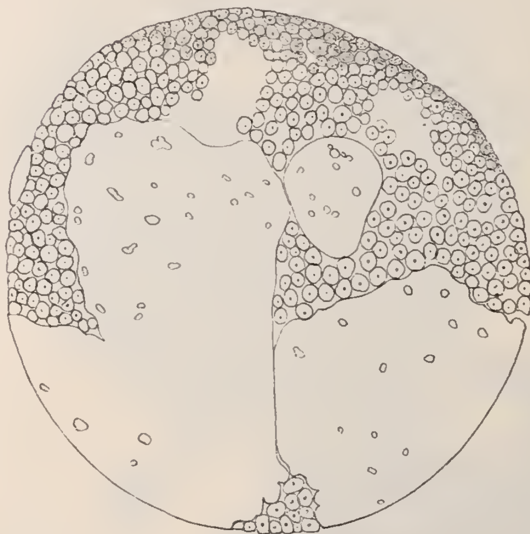
In jedem Ei treten aber daneben in recht mannigfacher Ausbildung die geradezu paradox erscheinenden Verhältnisse auf, welche durch die Fig. 7—11a veranschaulicht werden.

---

1) Während der Niederschrift dieser Zeilen ging mir durch die Güte des Verfassers die Arbeit von Godlewski über pathologische Erscheinungen in Seeigeleiern unter Einfluß von CO_2 zu (Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. XXVI. 2. Heft). Verfasser beschreibt hier einen Ersatz von normaler Blastulabildung durch einen Kolliquationsvorgang im Centrum eines »syncytialen« Eies.

1. Ein beträchtlicher Teil der animalen, rein plasmatischen Kalotte, bald in der Ausdehnung eines Quadranten, bald auch mehr oder weniger, bleibt ungefurcht. In der Plasmabeschaffenheit dieser Bezirke ist eine Erklärung für das Ausbleiben der Furchung nicht zu finden; ebensowenig läßt sich das eigentümliche Verhalten derselben auf Fehlen der Kerne zurückführen, denn Kerne lassen sich stets in diesen Bezirken nachweisen (Fig. 7 und 7a, 8 und 10). Diese eigenartigen Plasmaterritorien gehören meistens in die Region der Seitenwandungen der Blastula, zuweilen aber auch, wie bereits oben erwähnt wurde, zur Dachpartie derselben (Fig. 7 und 7a).

Fig. 11.



Ei derselben Versuchsserie nach 24stündiger Weiterentwicklung abgetötet.

Letzterer Fall ist besonders instruktiv, da die Ausdehnung des ungefurchten Bezirks ziemlich genau einem Quadranten der animalen Kalotte entspricht.

2. Ein Gegenstück zum Ausbleiben der Furchung in rein plasmatischen animalen Eibezirken ist eine in ihrer Ausdehnung sehr launische partielle Abfurchung der dottergefüllten, vegetativsten Eiabschnitte (Fig. 9, 11, 11a, 13).

Fig. 11a.



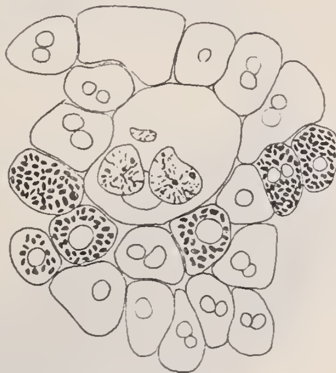
Der vegetativste Teil der Fig. 11 bei stärkerer Vergrößerung.

Es ist im höchsten Grade auffallend, daß in diesen Fällen zwischen dem abgefurchten animalen und vegetativen Pole größere ungefurchte Territorien oder Plasmablöcke sich vorfinden, für deren

Zustand wiederum kein triftiger morphologischer Grund gefunden werden kann, da es weder an Furchungskernen fehlt, noch die Dotteranhäufung daselbst dichter als am vegetativen Pole ist.

Was den Charakter der Furchung der vegetativen Partien betrifft, so sei schon hier das Folgende hervorgehoben: 1. Die Blastomeren fallen durch ihr kleines Volumen bzw. durch völlige Koinzidenz desselben mit den Elementen der animalen Hemisphäre auf (vgl. Fig. 11—13). 2. Sie schneiden ganz unvermittelt, ohne jeden Übergang gegen die anliegenden großen, ungefurchten Territorien ab. 3. Es handelt sich vielfach um Abknospung der kleinen Blastomeren in ihrer fertigen Gestalt von dem großen syncytialen Verband, ähnlich wie gelegentlich Merocyten sich vom Dottersyncytium abschnüren (Fig. 11a).

Fig. 12.



Teil des Blastuladaches des Eies Fig. 9.

Letzterer Umstand sowie die Kaliberverhältnisse ihrer Dotterplättchen beweisen untrüglich ihre autochthone Herkunft von den vegetativsten Eiteilen.

3. In den Eiregionen, wo dotterfreie und dottergefüllte Blastomeren durcheinandergemengt sind oder wo einzelne dotterhaltige zwischen dotterfreien eingesprengt sind, läßt sich auch nicht der geringste Unterschied in der Größe beider Blastomerenarten wahrnehmen (Fig. 9, 12, 13).

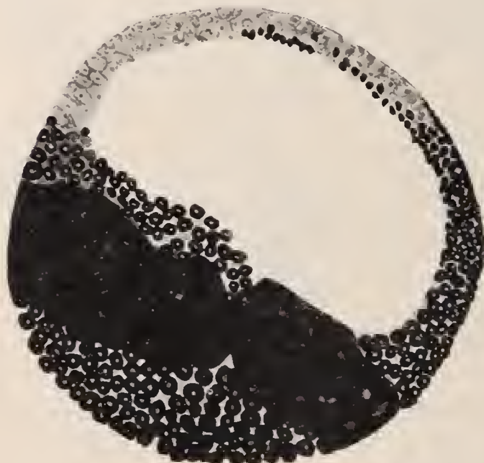
Die angeführten Tatsachen genügen, um den wichtigen und so einleuchtenden Satz O. Hertwigs in seiner allgemeinen Geltung zu entkräften: ich meine die Zurückführung des inäqualen Furchungstypus auf den ungleichmäßigen Dottergehalt der verschiedenen Eiregionen oder, was dasselbe bedeutet, die Behauptung, daß Plasmareichtum eines Eibezirks im direkten Verhältnis zu seinem Furchungstempo steht.

Diese Vorstellungen sind ja geradezu zur Grundlage für die Erklärung der Übergänge vom holoblastischen zum meroblastischen Typus geworden und geben gleichzeitig eine befriedigende Erklärung für die Ergebnisse der zahlreichen Experimente an Froscheiern, bei denen es sich um künstliche »Abschwächung« der Eier durch che-

mische und termische Einflüsse handelt. Es gehören dazu auch die zahlreichen bisherigen Versuche mit der Zentrifuge. Ich selbst war durch meine jetzigen Ergebnisse nicht wenig überrascht, da ich mich auf Grund meiner früheren Erfahrungen rückhaltlos dem Hertwigschen Erklärungsprinzip angeschlossen hatte[1]).

Das Problem stellt sich somit folgendermaßen: 1. Der Plasmareichtum bzw. die Plasmaarmut eines bestimmten Eiterritoriums ist in unserm Objekt für das Zustandekommen oder Ausbleiben von Furchungsteilungen nicht von Belang. 2. Soweit das Zustandekommen einer Furchung von der Anwesenheit des Kernes im gegebenen Plasmabezirk abhängig ist, ist den großen ungefurchten Eidistrikten vielfach Gelegenheit zur, wenn auch partiellen, Abfurchung gegeben. 3. Die »Syncytialkerne« (wie wir sie ohne jede Präjudiz provisorisch nennen wollen) sind nach dem Eingriff aus den vier ersten Furchungskernen entstanden, und ihre Schwesterkerne in den Furchungszellen bezeugen ihre Teilungs- und Lebenstüchtigkeit. Wenn somit die ersteren sich nicht weiter teilten und Veränderungen eingingen, dic wohl ans Pathologische streifen, so haben wir keine Veranlassung, an eine primäre Schädigung der Kerne durch unsern Eingriff zu denken.

Fig. 13.



Ei derselben Versuchsserie.

Da somit in der Beschaffenheit der Kerne selbst kein Faktor ersichtlich ist, welcher zum Ausbleiben ihrer Teilungen und ihren weitern Umwandlungen in Beziehung gesetzt werden könnte, so muß diese Abweichung von der Norm irgendwie außerhalb der Kerne ihren Grund haben. Wie aus obigem hervorgeht, ist aber auch die Beschaffenheit des Plasmas, soweit dieselbe vom erfolgten Eingriff

[1]) »Über die formative Wirkung des veränderten chemischen Mediums auf die embryonale Entwicklung« Archiv f. Entwicklungsmechanik 1896.

abhängig ist, auch nicht als solche für das abnorme Verhalten der Kerne verantwortlich zu machen, denn: a) wie schon aus dem Kapitel I hervorgeht, ist die Toleranz des Plasmas, was ihren Bau betrifft, eine außerordentlich weitgehende, was wiederum auch durch unsre jetzigen Objekte bekräftigt wird, in denen in den Blastomeren die allerverschiedensten Plasmazustände vorkommen; das Aussehen der ungefurchten rein plasmatischen Territorien weicht übrigens in keiner Hinsicht von demjenigen der gefurchten Abschnitte ab (Fig. 7a, 10, 15). b) Die Verteilung der ungefurchten Eibezirke, sowohl der rein plasmatischen wie der dotterhaltigen, ist so wechselvoll und inselartig, daß eine dermaßen launisch lokalisierte unsichtbare Schädigung auf mechanischem Wege bei ganz eindeutiger Einwirkung des störenden Faktors kaum denkbar ist. c) Es findet vielfach eine nachträgliche partielle Abfurchung oder Abknospung von den ungefurchten Eipartien statt. Wir können somit gar nicht umhin, die ungefurchten Eibezirke als an sich teilungsfähig zu erklären, und zwar mit demselben Grad von Wahrscheinlichkeit, wie er überhaupt bei derartigen Erscheinungen erreichbar ist. Das pathologische Geschehen kann somit seinen Grund nur in einem dritten Faktor, in irgendwie gestörten Beziehungen beider Partner bei der Zellteilung — der Kerne und des Protoplasmas — haben. Welcher Art diese Beziehungen sind oder vielleicht richtiger — welcher Art die Störungen dieser Beziehungen wohl sein könnten, wird im weitern einer näheren Diskussion unterliegen.

Daß beim Ausbleiben einer normalen Kernteilung auch die Teilung des zugehörigen Plasmas ausbleibt, wird für uns kein spezielles Problem bieten, weil ja, abgesehen von einigen zweifelhaften Fällen, eine Kernteilung oder das Vorhandensein eines verfügbaren Kernes die notwendige, überall wiederkehrende Prämisse für eine Zellteilung bildet.

Ein ganz neues Problem müssen wir dagegen in den in unsern Objekten vorkommenden Kernteilungen ohne entsprechende Zellteilungen und noch mehr in dem Ausbleiben oder langsamen Fortschreiten der Kernteilungen in den ungefurchten Territorien erblicken.

Kernteilungen ohne Zellteilung sind ja recht häufige Vorkommnisse, aber es handelt sich entweder 1. um vielkernige Protisten oder 2. um stabile syncytiale Organismen (hauptsächlich pflanzliche) oder 3. um Voraneilen der Kernteilung der Plasmateilung (Teilungen im Embryosack usw. der Pflanzen, Sporulation und discoidale Furchung usw.) oder 4. um pathologisches Geschehen (Riesenzellen) oder

5. temporäre, dem Untergange geweihte Bildungen, wie Dottersyncytien usw.

Es kämen für uns die Eventualitäten 4. und 5. in Betracht, wobei jedoch zu berücksichtigen ist, daß »pathologische« Prozesse im Sinne von lokalisierten Schädigungen auf Grund des oben Ausgeführten sich ausschließen lassen.

Die Bildung von Dottersyncytien bildet dagegen meines Erachtens selbst ein noch gar nicht geklärtes Problem, dessen Beleuchtung im weitern versucht werden soll.

Wenn wir somit voraussetzen, daß, aus irgendwelchem Grunde es auch sei, die Plasmateilung nicht zustande kommen könnte, so haben wir darin keine Erklärung für das Ausbleiben der Kernteilungen. Wir könnten somit unsre Fragestellung temporär dahin vereinfachen, daß wir nur nach den möglichen Ursachen des Ausbleibens der Kernteilungen forschen und dieselben für die Nichtteilung des Plasmas provisorisch verantwortlich machen.

Der Umstand, daß die »syncytialen« Kerne unsrer Objecte zum großen Teil eine ganz abnorme Beschaffenheit aufweisen, darf bei Erwägung des gestellten Problems nicht mit herangezogen werden, da ja dieselben aus gesunden Kernen stammen und rechtzeitig Gelegenheit zur Teilung hatten. Auf die Frage nach ihrem eigentümlichen Zustand komme ich im weitern zurück.

Da jedoch die dotterhaltigen Eipartien in unsern Objecten nicht sonderlich kernarm sind und sich trotzdem nur gelegentlich furchen (Fig. 9, 11, 13), gestaltet sich das Problem wiederum komplizierter und läßt sich etwa folgendermaßen formulieren:

Furchungskerne, die, an sich betrachtet, wie ihre Schwesterkerne und ihre ganze Vorgeschichte bezeugen, teilungsfähig sind (oder waren), liegen in verschiedenen Eiregionen zerstreut, die an sich, wie aus obigem hervorgeht, ebenfalls weitere Teilung zulassen. Es bleiben aber, ohne morphologisch nachweisbaren Grund, sowohl Furchungsprozesse als auch zum Teil (in plasmatischen Regionen) Kernteilungen aus.

Eine Erklärung für diese eigentümliche Erscheinung kann meines Erachtens nur darin gesehen werden, daß diese *Kerne und Plasmaterritorien zueinander nicht passen oder daß die Kerne an einen falschen Ort oder nicht zur richtigen Zeit gelangen.*

Wir müssen erwägen, ob diese Erklärung tatsächlich die einzig denkbare ist.

Ich halte es für das einzig Richtige, die Erklärung einzig und allein auf festem Boden aufzubauen. Das hypothetische Element soll somit nur in der Schlußfolgerung selbst, nicht in ihren Prämissen liegen.

Wir dürfen somit für die auffallenden Differenzen, die sich in der Weiterentwicklung zwischen den einzelnen Eiquadranten erweisen, nur auf diejenigen Unterschiede in der Einwirkung der Zentrifuge auf symmetrische Eiabschnitte zurückgreifen, die in Wirklichkeit nachweisbar sind; eine Annahme weiterer unsichtbarer, möglicherweise tiefgehender Differenzen im Zustande der einzelnen Quadranten, die sich jedoch nicht aus dem Wesen des experimentellen Eingriffes ableiten ließen, wäre ein Verzicht auf jede Erklärung.

Dieses vorausgeschickt, will ich zunächst auf die Momente aufmerksam machen, die dem abnormen Geschehen wohl zugrunde liegen könnten.

1. Ich hatte schon vorher darauf hingewiesen, daß im Gegensatz zu meiner ersten Versuchsserie (an ungefurchten Eiern) die regelmäßige Stratifikation in unsern jetzigen Objekten sehr hochgradig durch die Meniskusbildung beeinträchtigt wurde (Fig. 5).

Dieser perturbatorische Faktor ist nicht gar zu niedrig zu bewerten, da in vielen Fällen der vertikale Abstand zwischen Meniskusrand und Meniskusgrund $^1/_5$ des Eidurchmessers beträgt.

Darin sowie in den vorhin angeführten Befunden BRACHETS gewinnen wir immerhin einen Anhaltspunkt, um die auffallenden Differenzen zwischen der regelmäßigen Entwicklung der Eier unsrer ersten Versuchsobjekte und der jetzigen dem Verständnis näher zu rücken.

2. Es handelt sich aber in zweiter Linie darum, für die Erklärung des mosaikartig differenten Verhaltens der einzelnen Eiquadranten festen Boden zu gewinnen. An morphologisch nachweisbaren und im Wesen des experimentellen Eingriffes begründbaren Differenzen zwischen den einzelnen Quadranten lassen sich nur folgende anführen:

a) Je nach der Tiefe des Einschneidens der Furche bzw. der Begrenzung eines gegebenen Quadranten ist die Meniskusbildung sehr verschieden stark ausgesprochen, kann sogar unter Umständen vollständig fehlen.

b) Die Furchungskerne der vier Quadranten sind nicht vollständig konstant in ihrer topographischen Lage gleich nach der Zentrifuge. Bald liegen sie dicht an der Grenze zwischen rein plasmati-

schen und dotterhaltigen Eiabschnitten, bald mehr in dem einen, bald im andern.

Fernere Unterschiede im Zustande oder Beschaffenheit der einzelnen Quadranten sind weder nachweisbar noch in irgend einer begründbaren Weise anzunehmen.

Es liegt uns somit die schwierige Aufgabe ob, in diesem spärlichen Differenzenkomplex des Ausgangspunktes der Entwicklung eine Erklärung für die ganz enorme Divergenz im Weiterverlauf derselben aufzusuchen.

Wir haben hier zwischen zwei Alternativen zu entscheiden:

1. Entweder ist die Meniskusbildung als solche für ein derart schädigendes Moment zu erklären, daß der von ihr betroffene Eiquadrant bzw. das Plasma desselben direkt als »beschädigt« angesehen werden dürfte; oder aber

2. die nachweisbare topographische Störung in dem betreffenden Plasmaterritorium führt unter Umständen zur Störung einer gegenseitigen räumlichen Orientierung zwischen Kern und Plasma, z. B. zu abnormen Drehungen des Kernes usw., die für das Weitere von Belang sein dürfte.

In letzterem Falle ziehen wir nur unmittelbar nachweisbare Unregelmäßigkeiten des Gefüges des betreffenden Eiabschnittes heran, im ersteren rechnen wir mit völlig unberechenbaren Momenten.

Für die Unwahrscheinlichkeit der Annahme einer wirklichen »Schädigung« sprechen bereits die oben angeführten Gründe. Es läßt sich aber diese Eventualität vor allem durch folgende zwei Erwägungen ausschließen. Von der Meniskusbildung müssen ja unbedingt mindestens zwei anstoßende Quadranten betroffen werden. Sollte daher dieser Umstand schon an sich als bestimmender Faktor für die Schicksale des betreffenden Quadranten gelten, so müßte die Furchung stets in mindestens zwei Quadranten ausbleiben, was aber in Wirklichkeit nicht zutrifft.

Etwas andres ist es dagegen, wenn man die Meniskusbildung als veranlassende Möglichkeit zur falschen Kerneinstellung ansieht; es ist in letzterem Falle natürlich sehr wohl denkbar, daß das Geschehen in einem Quadranten sich danach wirklich richtet, im andern dagegen nicht.

In zweiter Linie ist noch in Betracht zu ziehen, daß die Verschiedenheit der Meniskusbildung keinesfalls auf die Zusammensetzung der vegetativsten Eiabschnitte von Rückwirkung sein kann. Die

Schicksale der einzelnen Quadranten sind jedoch in ihren vegetativsten Abschnitten eben so verschieden wie in den animalen.

Es resultiert aus allen diesen Betrachtungen, daß hier kleine Ursachen große Folgen haben, und die einzig plausible Erklärung scheint mir die oben entwickelte zu sein.

Um das auf den ersten Blick Absonderliche unsrer Schlußfolgerung dem Verständnis näher zu führen, müssen wir die Furchungsweise des Amphibieneies noch etwas näher ins Auge fassen; setzen wir dieselbe einer gewöhnlichen Zellteilung gleich, so könnte mir gegenüber der Einwand erhoben werden, daß eine falsche, z. B. zu exzentrische Lagerung eines Furchungskernes innerhalb des betreffenden, in eine Blastomere abzugrenzenden Plasmafeldes genügt, um das Zustandekommen der betreffenden Furchung zu vereiteln. Es hätte sich demnach um absolut falsche Verteilungen der Furchungskerne innerhalb der Plasmamasse gehandelt (d. h. falsch in bezug auf die Eiachsen)[1], was eine quantitative Verschiedenheit derselben oder der Plasmaregion keinesfalls involviert. Ich glaube, dieser Fall könnte

[1] Diese Begriffe müssen etwas näher beleuchtet werden: Unter absolut falscher Lage eines Furchungskernes verstehe ich seine gestörten topographischen Beziehungen zum Eiganzen bzw. zu den Eiachsen. Es wäre demnach nicht die Lagerung eines gegebenen Kernes innerhalb einer qualitativ bestimmten Plasmaportion für sein Fortkommen maßgebend, sondern nur seine Orientierung innerhalb der Eikugel und zwar so, daß ein Kern *a*, samt seinem umgebenden Plasma in toto in eine andre Eiregion versetzt, sich als untauglich erwiesen hätte.

Eine relativ falsche Lage des Kernes wäre dagegen als gestörte Beziehung zum umgebenden Plasma aufzufassen: denken wir uns in diesem Falle einen Furchungskern an seinen normalen Ort im Ei angelangt, so könnte es vorkommen, daß derselbe infolge der stattgehabten Permutationen im Plasma »fremdes«, für ihn nicht »passendes« Plasma vorfindet.

Es ist aber auch nicht außer Acht zu lassen, daß beide Möglichkeiten sich kombinieren können.

Die Notwendigkeit des Einhaltens einer für den gegebenen Kern normalen Orientierung zum Eiganzen kann selbstverständlich nicht im mathematisch-genauen Sinne gelten. Es kann sich wohl nur darum handeln, daß ein Kern *a* sich nur an der Bildung einer Blastomere *A* betätigen kann, deren Lage einer genauen Definition nach den Eiachsen ohne weiteres zugänglich ist. Es müßte aber, die Geltung dieses Satzes vorausgesetzt, die Furchung entweder streng typisch verlaufen oder überhaupt stocken: wir wissen aber durch verschiedenartige Experimente, daß dem nicht so ist. Besonders lehrreich sind in dieser Hinsicht die Preßversuche von O. Hertwig u. A., aus denen mit Sicherheit hervorgeht, daß eine absolut falsche Lage der Furchungskerne (eine Zuweisung eines Kernes zu einem Eiquadranten, zu dem er unter normalen Verhältnissen nicht gehört hätte) samt dem umgebenden Plasma die Furchung nicht beeinträchtigt.

z. B. im Ei der Echiniden und andrer, sich typisch furchender Arten experimentell verwirklicht werden.

Im Froschei finden wir aber ganz andre Verhältnisse vor.

Es ist schon rein deskriptiv bekannt, wie wenig typisch und regelmäßig die Furchung des Froscheies, abgesehen von den zwei, drei ersten Furchungsschritten, verläuft. Unsre Objekte lehren uns aber des weiteren, daß hier die Furchung von den typischen Vorbedingungen eines äqualen oder überhaupt geregelten Zellteilungsmodus weit entfernt ist; um die ganze Mannigfaltigkeit und Regellosigkeit der hier obwaltenden Verhältnisse anszudrücken, müssen wir unbedingt zu der eingangs vorgeschlagenen allgemeinen Bezeichnung der »Zellabgrenzung« greifen; denn in der Tat, wir finden hier sowohl alle denkbaren Übergänge zwischen äqualer, inäqualer Teilung bis zur typischen Abknospung ganz kleiner Blastomeren von einem riesigen syncytialen Block als auch eine eigenartige simultan erfolgende Abgrenzung mehrerer kernhaltiger Plasmabezirke von einem einheitlichen, großen Territorium, am meisten einer Sporulation vergleichbar (Fig. 14).

Angesichts dieser Bilder können wir wohl behaupten, daß im Froschei jedem Furchungskern, was seine topographische Lage betrifft, stets Gelegenheit zur Abgrenzung oder Abknospung eines bestimmten Plasmaterritoriums gegeben ist und daß die absolut falsche Lage eines Furchungskernes, die Gleichwertigkeit aller vorausgesetzt, keinesfalls zur Erklärung des eigentümlichen Verhaltens unsrer Objekte herangezogen werden darf.

Wir haben bis jetzt im Laufe unsrer Darstellung mit keinem Worte der Centrosomen gedacht; es wäre jedoch immerhin möglich, daß das so launische Zustandekommen oder Ausbleiben der Furchung, kurz unser ganzes Problem von ihrer Anwesenheit oder Fehlen an den betreffenden Orten abhinge.

Centrosomen in Froschblastomeren außerhalb der Karyokinese nachzuweisen, dürfte eine schwierige Aufgabe sein, die mir vorläufig nicht gelungen ist. — Es dürften aber wohl nach Analogie mit Tritoneneiern, bei welchen zwar die Centrosomen selbst schwer färbbar, um so auffallender die großen Astrosphären sind, Centrosomen auch in unserm Objekte zu erwarten sein.

Eine Zerstörung der Centrosomen durch unsern mechanischen Eingriff dürfte angesichts ihres winzigen Volumens am wenigsten zu befürchten sein. Es ist aber übrigens diese Möglichkeit für uns ohne jede Wichtigkeit, da wir überhaupt in bezug auf unser Problem die

im obigen benutzten Argumente auch auf die Centrosomen anwenden können.

Es waren in unsern Objekten unmittelbar nach der Furchung vier Blastomeren mit vier Kernen und wohl mit vier Centrosomen (?) vorhanden. Die Kerne haben sich unter Betätigung(?) der Centrosomen geteilt. Die Teilhälften der karyokinetischen Figur gelangten in die dotterfreien und zum Teil auch in die dotterhaltigen Eiteile. Sie mußten wohl von ihren Centrosomen gefolgt worden sein, da ja in beiderlei Bezirken Inseln von lebhafter Zellproliferation sich vorfinden. Denken wir uns nun an den Zeitpunkt gelangt, wo die Teilhälfte *a* der karyokinetischen Figur in das Eifeld *A*, die andre Hälfte *b* — in einen Eibezirk *B* kommt. Von nun an soll die Teilung in *aA* ausbleiben, in *bB* weiterschreiten.

Versuchen wir nun diese auffallende Differenz nicht in unserm Sinne — einer nichtpassenden Kernplasmakombination *aA* zu deuten, sondern nehmen wir an, daß *A* ungefurcht geblieben, weil das nötige Centrosom hier fehlte, so kommen wir zu unsrer ursprünglichen Deutung, nur im neuen Gewande: das Fehlen des Centrosoms bei *a* muß ja einen Grund haben und dieser Grund kann nicht in der Beschaffenheit des Plasmas *A* oder des Kernes *a* liegen, denn identisch beschaffene *b* und *B*, *c* und *C* usw. ließen ja wohl das Einwandern eines Centrosoms zu usw.

Es wird dadurch der an sich schon wenig wahrscheinliche Einwand hinfällig, und die Deutung unsrer Ergebnisse läuft von dieser Seite keine Gefahr.

Wenn wir jetzt an unsre Fragestellung zurückdenken, so glaube ich, daß dieselbe durch die mitgeteilten Tatsachen bedeutend geklärt wurde. Es handelte sich für uns darum, unter Voraussetzung der nötigen Prämissen für das Zustandekommen der Zellteilung über die Lokalisation und die Art des zeitlich und räumlich den Akt bestimmenden Faktors ins klare zu kommen. Nachdem das Plasma sich als unendlich tolerant gegen räumliche, topographische Insulte erwiesen hat, lag nämlich die Versuchung nahe, die erwähnte Rolle wiederum dem Kern (bzw. dem Cytocentrum) zu vindizieren. Auf Grund des Mitgeteilten können wir jedoch mit Sicherheit behaupten, daß in bezug auf die erwähnten Faktoren Kern und Plasma gleichwertige Partner sind.

Wir können aber viel weiter gehen und unter Benutzung der Eigentümlichkeiten unsres Objektes weitere Aufschlüsse über Prämissen und Zustandekommen der Zellvermehrung gewinnen.

Unsre Objekte bieten in der Tat ein Bild, welches von den herkömmlichen Vorstellungen über den Furchungsvorgang stark abweicht und eine Brücke zu den in weiter Verbreitung vorkommenden »Zellabgrenzungen« schlägt.

. Wir finden größere syncytiale Bezirke vor, welche zum Teil sich sekundär abfurchen und darin die größte Ähnlichkeit mit Sporulation, superfizieller Furchung der Arthropodeneier usw. besitzen.

Sowohl das Zustandekommen der sekundären Abfurchung als auch ihr Ausbleiben involvieren Momente, die der einseitigen Betrachtung der typischen Zellteilung völlig fremd sind, aber auch auf letzteren Vorgang Licht werfen können.

Ich kam zum Schluß, daß die eigentümlichen Erscheinungen unsrer Objekte uns dartun, daß es »passende« und »n chtpassende« Kombinationen zwischen Kern und Plasma geben kann. Wir müssen somit bis auf weiteres mit der Möglichkeit rechnen, daß es sich um qualitative Verschiedenheiten innerhalb der einzelnen Furchungskerne bzw. der Plasmabezirke handeln kann. Diese »Verschiedenheiten« haben jedoch mit den so oft diskutierten qualitativen Unterschieden der Kerne und Eibezirke mit Bezugnahme auf ihre prospektiven Vererbungspotenzen jedenfalls nicht das geringste zu tun. Sie beziehen sich nur auf das Zustandekommen eines elementaren Entwicklungsvorganges der Zellvermehrung oder Zellabgrenzung, der ja nichts für den betreffenden Keimbezirk Individuelles an sich hat bzw. allen Keimesbestandteilen gemeinsam ist; kann sich ja jeder Furchungskern und jeder Plasmabezirk eines jungen Furchungsstadiums, ganz unbekümmert um ihre Vererbungspotenzen, nur auf dem Wege der wiederholten, für alle gleichförmigen Vermehrung betätigen. Wir haben somit gar keine Veranlassung, in unserm Fall unbedingt an irgendwelche den Kernen oder dem Plasma immanente Verschiedenheiten bzw. Eigenschaften zu denken, es können ebensowohl Zustandsänderungen sein, welche das »Zueinanderpassen« oder »Nichtpassen« der beiden Kontrahenten bedingen.

Die Entscheidung für letztere Alternative wird jedoch direkt zum Postulat, wenn wir den Umstand berücksichtigen, daß das Mißverhältnis in vielen Fällen noch nachträglich gutgemacht wird und eine, wenn auch verspätete, unregelmäßige und nur partielle Nachfurchung erfolgt.

Es gewinnen aber dadurch unsre Erscheinungen ein ganz aktuelles Interesse, indem wir in den, wie wir sehen werden, zahlreichen Fällen von »Zellabgrenzungen« einen wichtigen, möglicher-

weise maßgebenden Faktor einführen können. Derselbe kann als »passende Zustandskoinzidenz« oder als »Kernplasmaharmonie« bezeichnet werden.

III. Teil. Über Beziehungen zwischen Kern und Plasma.

a) Zur Kritik des Hertwigschen Prinzipes der Kernplasmaspannung.

Es scheint auf den ersten Blick, daß ich mit dem am Schluß des vorigen Kapitels eingeführten Begriff nur denjenigen von R. Hertwig über Kernplasmarelation, und zwar nicht besonders glücklich paraphrasicre.

Sagt ja letzterer Forscher wörtlich:

»Die Frage . . ., ob der Anstoß zur Teilung vom Kern oder vom Protoplasma ausgehe . . ., ist resultatlos im Sande verlaufen, wie alle Diskussionen, denen eine falsche Fragestellung zugrunde liegt. Denn das Verhältnis von Kern und Plasma müssen wir als ein Verhältnis intimster Wechselwirkung betrachten, bei dem eine Priorität für den einen oder den andern Teil ausgeschlossen ist. Nicht Veränderungen eines Teiles, sondern Veränderungen im Wechselverhältnis (von mir gesperrt) beider Teile sind es, welche . . . . den Anstoß zur Teilung geben« (S. 112) und weiter: »Die Vermehrung der Protozoen — und das gilt unzweifelhaft von allen Zellen — . . . ist die Folge eines . . . bestimmten Spannungszustandes der Zellbestandteile (S. 114).

Der Normalzustand einer Zelle . . . . in welchem Kern und Plasma sich im Gleichgewicht befinden. Tritt nun Ernährung ein, so wächst das Plasma heran: es bildet sich ein Spannungszustand zwischen beiden Zellbestandteilen aus, bis derselbe so groß wird, daß es zur Teilung kommt«.

Bei näherer Überlegung erweist es sich jedoch, daß es sich doch um etwas Grundverschiedenes handelt und daß umgekehrt durch obige Feststellungen den Hertwigschen Begriffen eine sozusagen neue Stellung zugewiesen wird.

Die Lehre R. Hertwigs von der »Kernplasmarelation« umfaßt, wie ich glaube, zwei Seiten, die unabhängig voneinander beurteilt werden können und dürfen.

Es wird zunächst ausgesagt, daß im allgemeinen zwischen Plasma und Kern eine bestimmte Volumenrelation besteht und daß, soweit ersichtlich, das ungestörte Bestehen dieser Relation für das normale Verhalten der Zelle, für ihr Wohlergehen — notwendig ist.

In zweiter Linie wird ausgeführt, daß eine Anzahl sowohl physiologischer als pathologischer Lebensprozesse in der Zelle zur periodischen oder zeitweiligen Störung dieser Relation führen, wodurch der Zustand einer »Kernplasmaspannung« entsteht, von welchem sich die Zelle auf mancherlei Weise zu befreien sucht.

Als eine der vornehmsten wird dabei der Vorgang der Zellteilung angesehen.

Es wird demnach von R. Hertwig und von seiner Schule der Standpunkt vertreten, daß »die Kernplasmaspannung als ausschlaggebendes Moment für die Teilung der Zelle« anzusehen ist (vgl. M. Popoff[1]), S. 340).

Der erste Satz, soweit er statisch-deskriptiver Natur ist, genießt eine ziemlich weitgehende Anerkennung, da er durch sehr zahlreiche, verschiedenartige, zum Teil experimentelle Tatsachen gestützt zu werden scheint und, soweit bekannt, keinerlei theoretische Bedenken dagegen erhoben werden.

Auch unsre Objekte liefern sehr schöne Illustrationen zum selben, von welchen ich hier eine anführen will (Fig. 12).

Es handelt sich um einen Teil des Blastuladaches eines unsrer Objekte, bei denen die Störungen des Blastulahabitus relativ unbedeutend waren. Inmitten von kleinen Furchungszellen ist ein Zellgigant gelegen, dessen Durchmesser ungefähr das $2^1/_2$fache der benachbarten Zellen beträgt. Sein (gelappter) Kern ist entsprechend groß, ohne irgend welche Anzeichen von Degeneration.

Rein deskriptiv ist somit die Kernplasmarelation streng gewahrt[2]).

Es ist auch sehr wohl denkbar, daß das Hertwigsche Prinzip eine Erklärung für die Entstehung der eigentümlichen Riesenkerne abgeben kann, welche in den Syncytien verschiedener Eiarten, u. a. auch in unsern Objekten, auftreten; es müßte dabei schon der Begriff der »Kernplasmaspannung« in Betracht kommen, indem man annimmt, daß die Kerne die ausgebliebene Zellteilung zum Teil wenigstens dadurch zu kompensieren streben, daß sie ihr Volumen vergrößern, um dasselbe nach Möglichkeit dem großen zugehörigen Plasmaterritorium anzupassen.

Die weit verbreitete Annahme, daß die syncytialen Riesenkerne sich stets in voller Degeneration befinden, bedarf, meiner Annahme

---

1) Experimentelle Zellstudien. Archiv f. Zellforschung. I. Band. Heft 2/3.

2) Auf die Frage des Zustandekommens dieser Zellen kommen wir im weiteren zurück.

nach, einer bedeutenden Korrektur. Daß dieselben fast ausnahmslos ihren Lebenszyklus mit vollständiger Degeneration abschließen, scheint auch mir unbestreitbar zu sein. Es folgt aber daraus noch nicht, daß die aufsteigenden Glieder ihres Evolutionszyklus, d. h. die Volumzunahme schon an und für sich mit Degeneration synonym ist. Abgesehen davon, daß für diese Behauptung jeder tatsächliche Beleg fehlt, möchte ich auf die Fälle der riesigen syncytialen Kerne der Dottersyncytien hinweisen, denen mit guten Gründen eine Rolle bei Verflüssigung und Resorption des Dotters, somit eine rege funktionelle Tätigkeit zugeschrieben wird. Ich konnte mich an meinen Objekten vielfach überzeugen (Fig. 12, 15, 16), daß Riesenkerne stets in entsprechend großen abgegrenzten Plasmaterritorien liegen, und ich glaube daher, daß wir allen Grund haben, in der bedeutenden Größenzunahme der im syncytialen Felde verbleibenden Kerne einen Kompensationsvorgang im Sinne der HERTWIGschen Kernplasmarelation zu erblicken[1].

Gerade diese Tatsachenkategorie ist es jedoch, welche uns die Augen über die Einseitigkeit der Auffassung der »Kernplasmaspannung« öffnen muß und zugleich die letzte Konsequenz aus der HERTWIGschen Lehre, die Auffassung der Spannung als anstoßgebendes Moment der Zellteilung, zu verwerfen zwingt.

Das HERTWIGsche Prinzip ist nämlich nur einem Spezialfall der Zellvermehrung angepaßt und kann bei vielen andern Kategorien gar nicht in Betracht kommen.

Ich hatte schon eingangs vorgeschlagen, den Begriff »Zellabgrenzung« als den allgemeinsten Ausdruck für die Entstehung eines neuen Zellindividuums anzuwenden. Dasselbe scheint mir unentbehrlich zu sein, da auch die »Abknospung« der Zellen, welche ja für viele Fälle ausreicht, wo die »Zellverteilung« versagt, auch ihrerseits bei einer Reihe von Fällen nicht zutreffend ist.

Ich habe dabei folgende Entstehungsmöglichkeiten von Zellen im Sinne.

1. Die sogenannte freie Zellbildung, wie dieselbe namentlich in pflanzlichen Objekten ein häufiges Vorkommnis ist. Ich möchte aus

[1] In der soeben erschienenen, oben bereits angeführten Abhandlung von GODLEWSKI handelt es sich u. a. ebenfalls um Bildung von Riesenkernen in ungefurchten Partien des Echinideneies. Verf. führt jedoch die Entstehung derselben auf Zusammenfließen mehrerer normaler Kerne zurück.

Ich beschränke mich hier auf die Angabe, daß ein analoger Vorgang in meinen Objekten aus vielen Gründen unannehmbar erscheint. Ich komme bei andrer Gelegenheit darauf zurück.

dieser Kategorie die Bildung der Sporen in den Asci der Schlauchspitze (Ascomycetes) und die Keimbildung einiger Gymnospermen anführen. Es sind namentlich die ersten, von HARPER an *Erysiphe* beschriebenen Prozesse von besonderem Interesse: in dem großen, kontinuierlichen Plasmaschlauch des Ascus verteilen sich in bestimmten Abständen voneinander acht Kerne. Aus einem Kernpol, der spitz ausläuft, bildet sich ein ellipsoider Kernplasmamantel, welcher eine bestimmte Plasmaportion allseitig abgrenzt, und dadurch ist die Bildung von acht freien, einander nicht berührenden und im restierenden, noch vorhandenen Plasma des Ascus verteilten Zellen vollzogen.

2. Analoge, nicht weniger instruktive Sporenbildung wurde bei verschiedensten Protisten von SCHAUDINN, GOLDSCHMIDT u. m. A. geschildert.

3. Abknospung von kleinen Zellindividuen an der Oberfläche eines größeren (ev. syncytialen) Plasmaterritoriums.

Es gehören z. B. hierher die Mikrogametenbildung der Coccidien (vgl. *Clossia octopiana* nach SIEDLECKI) und die ganz analoge Individualisation junger Eizellen an der Oberfläche des ovariellen Syncytiums bei Appendicularien (nach SALENSKY, Taf. XVII, Fig. 8)[1].

Sollte der strikte Nachweis von echter Abfurchung der Merocyten aus dem Dottersyncytium gelingen, so gehört selbstverständlich letzterer Vorgang auch in diese Kategorie.

4. Das Wichtigste für uns ist aber, daß auch der Furchungsvorgang vielfach unter den Begriff der »Zellabgrenzung« fällt und sich sehr verschieden von echter Zellteilung im Sinne einer »Zellhalbierung« gestaltet.

Abgesehen von der superfiziellen Furchung der Arthropodeneier, deren Verhältnisse mir nicht ganz klar in cytologischer Hinsicht zu sein scheinen, möchte ich mich vor allem auf die verschiedenen, experimentell erzeugten Fälle von simultaner Mehrfachteilung von Eiern, in denen bereits wiederholte Kernteilung stattfand, berufen. Es ist dabei kein seltenes Vorkommnis, daß um die Kerne herum sich bestimmte Plasmaterritorien abgrenzen, wobei daneben größere, ev. vielkernige Eibezirke auch des weiteren ungefurcht verbleiben. Außerordentlich instruktiv sind in dieser Hinsicht die Bilder der parthenogenetischen Entwicklung von *Mactra*, die wir in der soeben erschienenen Arbeit v. KOSTANECKIS finden[2].

---

[1] Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg. Bd. XV. Nr. 1.

[2] Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 72. 1908.

Meine Objekte liefern in dieser Hinsicht eine reiche Fundquelle, wobei man sich allerdings vor Irrtümern zu hüten hat.

Es wurden nämlich in unleugbarer Weise von den Blastomeren, zumal unsrer abnormen Objekte, zuweilen recht ausgiebige Ortsverschiebungen und Wanderungen vorgenommen, wobei es sich nicht gar zu selten ereignet, daß einzelne kleinere Blastomeren in ein großes ungefurchtes Plasmafeld hingeraten und entweder an dessen Oberfläche verweilen oder sich tiefer vergraben; man erhält in diesen Fällen leicht den Eindruck, als ob die Blastomeren sich von der Oberfläche der syncytialen Massen abschnürten oder sogar endogen in derselben entstünden.

Wir besitzen glücklicherweise ein Kriterium, welches uns in den meisten Fällen instand setzt, uns mit Sicherheit über die autochthone oder allochthone Herkunft der betreffenden Blastomere auszusprechen: es sind nämlich die Kaliberverhältnisse der Dotterplättchen, die nicht unbedeutend in den verschiedenen Eiregionen differenzieren.

Aber auch bei der größten Skepsis wird man nicht verkennen können, daß z. B. in den in Fig. 14 dargestellten Fällen echte »freie« Blastomerenbildung vorliegt. Der zahlreichen Abknospungen wurde schon vorhin gedacht.

Ich glaube, es dürfte kaum jemand bestreiten, daß »Zellteilung«, »Zellabknospung« und »freie Zellbildung« ihrem Wesen nach identische Prozesse sind, bei welchen kaum an einen prinzipiellen Gegensatz gedacht werden kann. Es läßt sich dieses, beinahe zum Überfluß, durch Übergangsfälle nachweisen, deren Unterbringung in eine der Kategorien direkt Geschmackssache ist: so ist z. B. die Ausstoßung eines Richtungskörpers doch Abknospung und typische inäquale Zellteilung zugleich usw.

In all den Fällen der Abknospung und freien Zellbildung ist die Berufung auf eine Kernplasmaspannung als anstoßgebendes Moment bei der Zellteilung nicht durchführbar. In der Tat, nehmen wir zunächst die Fälle der »freien Zellbildung« vor: es erweist sich hier a posteriori, daß die verfügbare Plasmamenge des Ascus für die betreffenden Kerne viel zu groß war, da letztere sich nur kleinere ellipsoide Bezirke aus dem reichlichen umgebenden Material umgrenzten. Es konnte somit hier keine Kernplasmaspannung bestanden haben, wenn man dieselbe nur in dem Sinne faßt, daß der Kern zeitweilig zu klein für das zugehörige Plasma wird; will man dagegen das Prinzip erweitern und auch dann eine Kernplasmaspannung annehmen, wenn der Kern zu groß für das betreffende Plasmafeld ist,

so ist erst recht nicht einzusehen, wie die Spannung hier das zeitlich bestimmte Moment für den Eintritt der freien Zellbildung abgeben konnte, da es ja dem Kern in jedem Augenblicke frei stand, sich ein Plasmastück »nach seinem Maß« abzugrenzen.

Fig. 14.

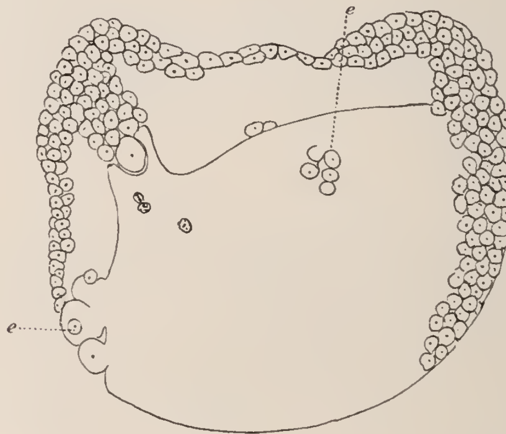


Fig. 15.

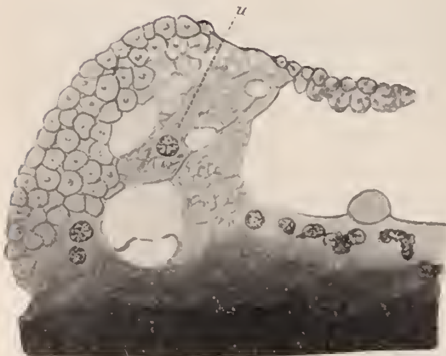
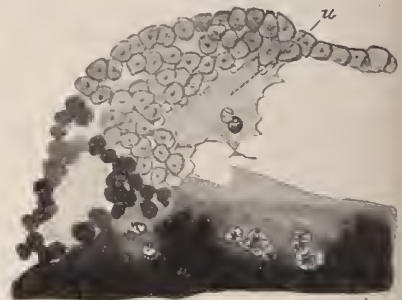


Fig. 16.



Drei Schnitte aus einem Ei. Partielle Abfurchung eines rein plasmatischen Quadranten.
U = Ungefurchte Abschnitte.

Dieselben Erwägungen können uns auch bei Betrachtung der Abknospungen leiten, wie solche z. B. bei Entstehung der Richtungskörper, der Zellulisation der Merocyten, der Bildung der Sporozoiten und in vielen andern Fällen vorkommen.

Das Mißverhältnis zwischen dem Kernvolum und dem großen Plasmafeld ist in all diesen Fällen gleich bedeutend, ungeachtet

dessen, ob der Kern noch etwas an Größe zugenommen hat oder nicht.

Es muß somit außer den natürlich nicht auszuschließenden Kernplasmaspannungen noch ein Faktor, und zwar der entscheidende hinzukommen, um in diesen Fällen das Zustandekommen des Zellabgrenzungsvorganges zu veranlassen. Dann ist aber eben die Kernplasmaspannung nicht das ausschlaggebende Moment bei der Zellabgrenzung.

Um so mehr scheint aber dies konstante Verhältnis zwischen Kern- und Plasmavolum von Belang zu sein bei der Bestimmung des Volumens der sich abgrenzenden oder abknospenden Plasmamengen. Es hängt sozusagen das »wie«, nicht das »wann« oder »daß überhaupt« der Zellabgrenzung von der Kernplasmaspannung ab.

Man möchte beinahe sagen, die Kernplasmaspannung im Sinne R. Hertwigs sei ein »regulatives«, aber kein »konstitutives« Prinzip der Zellvermehrung.

b) Über das Wesen der »Zustandskoinzidenz« von Kern und Plasma als anstoßgebendes Moment der Zellteilung.

Ich habe am Schlusse des zweiten Kapitels ganz kurz angedeutet, daß das eigentümliche Verhalten unsrer Objekte nicht als »Schädigung« einzelner Eibezirke aufgefaßt werden darf, sondern uns auf eine Störung des Abhängigkeitsverhältnisses zwischen Kern und Plasma hinweist, welches bei normalem Geschehen wohl in der Regel unmerkbar bleibt.

Ich hielt die Schlußfolgerung für unabweisbar, daß, falls dieses Verhältnis, welches ich »Zustandskoinzidenz« nennen will, gestört wird, die Zellabgrenzung in unsern Objekten ausbleibt.

Es wäre nun zu prüfen, ob nicht auch der umgekehrte Schluß berechtigt erscheint, indem man den Zeitpunkt des Eintretens dieser »Zustandskoinzidenz« für das anstoßgebende Moment des Aktes der »Zellabgrenzung« erklärt.

Um den verschiedenen, anscheinend so heterogenen Tatsachen, die ich oben geschildert habe, in einer kurzen Formel gerecht zu werden, läßt sich nun folgendes aussagen:

Bei den ersten, dem experimentellen, auf dem 4-Zellenstadium erfolgten Eingriffe, nachfolgenden Furchungsschritten tritt in verschiedenen Eiregionen ein eigentümliches Mißverhältnis zwischen Kern und Plasma auf, welches die Furchung vereitelt. Dieses Mißverhältnis muß in topographischen Störungen des Eigefüges beruhen, wobei

es sich vielfach ereignen muß, daß ein Teil der Kerne in ein für ihn nicht passendes Plasmafeld hingerät.

Dieses Mißverhältnis ist jedoch korrektionsfähig, was daraus hervorgeht, daß eine nachträgliche partielle Abfurchung noch unter Umständen erfolgt. Letzteres zeigt uns, daß es sich nicht um immanente spezifische Verschiedenheiten der beiden Komponenten handeln kann.

Es tritt somit die richtige »Kernplasmakoinzidenz« da auf, wo sie vorher nicht bestanden hat; sie enthält somit einen zeitlichen Faktor, welcher vor allem notwendig ist, um als anstoßgebendes (mit andern Worten: zeitbestimmendes) Moment der Zellvermehrung zu sein.

Wir müssen dabei bedenken (und das ist vor allem wichtig), daß wir es hier ja mit Zellen d. h. Eiteilen zu tun haben, die an sich betrachtet teilungsreif und teilungslustig sind, da sie ja in lebhafter Furchung begriffen sein sollten. Die »Nichtkoinzidenz« ist somit hier der wirklich abhaltende Faktor und umgekehrt, das Eintreffen der »Zustandskoinzidenz« gibt einen unmittelbaren Anstoß zum Zellbildungsakt.

Man kann sich auch so ausdrücken, daß eine Hemmung zur Teilung aufgehoben wird und darauf die Zellabgrenzung durch die schon reif gewesenen Komponenten erfolgt.

Es ist nun vor allem von Wichtigkeit, beantworten zu können, ob wir es hier mit einer primären oder sekundären Regulation im Sinne Drieschs zu tun haben. Nur im ersteren Fall ließen die Ergebnisse eine Verallgemeinerung zu.

Die Antwort darauf kann vorläufig nur hypothetisch sein.

Ich will zunächst den Versuch machen, über die Natur der anfänglichen »Nichtkoinzidenz« von Kern und Plasma und der nachträglichen Korrektion bzw. Regulation dieses Verhältnisses etwas nähere Vorstellungen zu gewinnen.

Ich glaube, daß uns hier vor allem die Zusammenstellung meiner Ergebnisse mit den älteren Versuchen O. Schultzes von Nutzen sein wird.

Froscheier wurden in Zwangslage befestigt und an einem Klinostaten so langsam rotiert, daß eine volle Umdrehung innerhalb 4 Stunden vollzogen wurde.

Es trat keine Furchung ein, die Eier starben sehr frühzeitig ab, wobei sie sich grau verfärbten. »Dieses Resultat«, schreibt R. Hert-

WIG, »ist nicht wunderbar. Denn indem die Schwerkraft auf die Gruppierung der im Ei verteilten ungleich schweren Massen in beständig wechselnder Richtung wirkte, mußte ein völliges Durcheinanderrühren der Teile bewirkt und somit jede Entwicklung unmöglich gemacht werden.«

Ich glaube, dieses Urteil muß angesichts der Ergebnisse des Zentrifugierens modifiziert werden. — Bei der äußerst langsamen Rotation und bei der Zähigkeit des Eiplasmas konnten im Ei keine derartig lebhaften und ständig neuen Störungen erzeugt werden, daß sie dem Furchungsmechanismus an und für sich hinderlich sein könnten. Es muß somit nur das Schlußergebnis des Eingriffes als deletär angesehen werden[1].

Wenn man nun bedenkt, daß durch das SCHULTZEsche Experiment zum erstenmal eine weitgehende Desorganisation des Eigefüges erzielt wurde und sich gleich als deletär erwies, so mag es begreiflich sein, daß die Ergebnisse derselben »nicht wunderbar«, sogar selbstverständlich erscheinen dürften.

Erfahren wir aber nun nachträglich, daß das Eiplasma des Amphibieneies in sehr hochgradiger, freilich von der SCHULTZEschen abweichenden Weise ungestraft desorganisiert werden darf, so wird die Sachlage eine wesentlich andre, und es muß nach dem Grund geforscht werden, welcher die so divergenten Ergebnisse erzeugt.

Das Erzeugnis meiner Experimente ist nun ein direktes Gegenstück zu den SCHULTZEschen Resultaten.

Indem letzterer alle polaren Gegensätze in der Eisubstanz vernichtete, die ganze Eikugel zum homogenen Substanzgemenge machte, treibt die Zentrifuge meiner Versuche die normale Schichtung des Froscheies sozusagen auf die Spitze, bis zum Extrem. Es erweist sich aber gleich, bei Gegenüberstellung der verschiedenen im ersten Kapitel geschilderten Typen, daß in dieser Richtung ein »zuviel« gar nicht geschehen kann. Erfolgt eine nachträgliche Vermengung der künstlich gesonderten Zonen (Froscheier meiner ersten Versuchsserie) oder unterbleibt dieselbe (Fig. 3), der Furchung geschieht dadurch kein Eintrag.

---

[1]) Es läßt sich letzterer Schluß auch durch die Ergebnisse der bekannten Versuche BORNS bekräftigen: wurden Eier in Zwangslage um 180° gedreht, so geschah eine allmähliche Umlagerung der Eisubstanzen entsprechend der Schwerkraft, wobei in der Mehrzahl der Fälle die schwerere Dottersubstanz vom oberen zum unteren Pole der Eioberfläche entlang wandert. Sinkt dagegen letztere direkt nach unten durch die Eimitte, d. h. erfolgt eine wirkliche Durchmengung der Eisubstanzen, so bleibt die Weiterentwicklung aus.

Wir sind somit zum Schlusse berechtigt, daß die unendliche Toleranz des Eiplasmas gegen Störungen ihres Gefüges immerhin das eine Postulat zur Voraussetzung hat: es müssen die vorhandenen polaren Gegensätze im selben bis zu einem gewissen Grade gewahrt bleiben.

Der SCHULTZEsche Versuch stellt gewissermaßen ein ideell strenges äquipotentielles System künstlich dar, und das Ergebnis, daß ein solches gar nicht entwicklungsfähig ist, dürfte darauf hinweisen, daß das von DRIESCH gestellte Problem, wie es an einem »prospektiv gleichartigen Material zum Eintritt einer Verschiedenheit gerade an diesem oder gerade an jenem Ort komme«, vielleicht doch gegenstandslos ist.

Für unser spezielles Problem ist es vor allem von Wichtigkeit, daß für den elementaren Vorgang der Zellteilung (Furchung) unter allen erdenklichen mechanischen Störungen des Eigefüges [1]) nur diejenige sich als hinderlich erweist, welche alle topographischen Gegensätze im betreffenden Plasmaterritorium verwischt.

Es wird daher gewiß berechtigt erscheinen, die Sachlage auch so aufzufassen, daß unter den Prämissen für das Zustandekommen einer Teilung auch das Vorhandensein einer bestimmten Polarität [2]) derselben gehört.

Es bliebe aber dabei eine offene Frage, ob es sich um eine immanente Polarität handeln muß, oder ob dieselbe vielmehr aus inneren Momenten periodisch auftritt bzw. von außen induziert werden kann.

---

[1]) Umdrehung in Zwangslage, Zentrifuge, Zusammenpressen usw.

[2]) Ich bin mir bewußt, daß der Ausdruck »Polarität« vielleicht nicht ganz glücklich für die vorliegende Sachlage gewählt ist, da, wie DRIESCH ganz richtig hervorhebt, das, »was man ganz allgemein . . . unter Polarität (nach DRIESCH ‚Intimpolarität‘) versteht, mit Baudifferenzen in Richtung einer Achse nicht verwechselt werden darf« (Ergebnisse 1905, S. 635).

Ich will jedoch trotzdem diese Bezeichnung bis auf weiteres beibehalten, und zwar aus folgenden Gründen:

1. Obzwar die normale Schichtung des Froscheies, wie sie in der Dotterverteilung usw. sich kundgibt, mit der »Polarität« im Sinne der Entwicklung nichts zu tun hat, kann sehr wohl ein so vollständiges Durcheinanderrühren sämtlicher Eisubstanzen, wie dasselbe im SCHULTZEschen Versuch geschieht, auch die »Polarität« des Eies in ihrer allgemeinsten Fassung (als ein Orientiertsein der prospektiven Potenzen der Eiteile nach bestimmten Eiachsen) zerstören bzw. aufheben.

2. Wird uns die Bezeichnung »Polarität« unentbehrlich im weiteren für die hypothetisch angenommene Anomogenität des Kernes.

Wir können nun einen Schritt weiter tun, um, sei es auch in hypothetischer Weise, dem Wesen unsrer »Zustandskoinzidenz zwischen Kern und Plasma« etwas näher zu treten.

Es handelt sich um eine, allerdings hypothetische Annahme, daß in ähnlicher Weise wie jeder Eizelle (wohl überhaupt jeder Zelle) auch dem Zellkern als solchem eine bestimmte Polarität zukomme, die selbstverständlich mit der von Rabl u. m. A. beschriebenen morphologischen Polarität durchaus nicht verwechselt werden darf.

Dieses zugestanden, wird es ein leichtes sein, die merkwürdigen, bei unsern Versuchen sich ergebenden Erscheinungen zu erklären. Vorausgesetzt, daß zum Zustandekommen einer Zellteilung (Zellabgrenzung) ein Zusammentreffen der »Plasmapolarität« mit der »Kernpolarität« notwendig ist, werden die perturbatorischen Momente wie die Meniskusbildung u. a. (vgl. oben S. 528) genügen, um die nötige Koinzidenz zeitweilig aufzuheben. Die Zellteilung unterbleibt sodann, in sekundärer Weise zum Teil auch die Kernteilung.

Die nachträgliche Abfurchung bzw. Abknospung kleiner Blastomeren von den großen ungefurchten, vielkernigen Massiven, die partielle »Korrektion« des Mißverhältnisses, könnte sodann der Erklärung keine Schwierigkeiten mehr bieten, da es ja sehr wahrscheinlich erscheint, daß der eine oder der andre Kern sich richtig einstellt.

Dasselbe Erklärungsprinzip ließe sich natürlich auf die Merocytenabfurchung und die andern Beispiele der »Zellabgrenzung«, die ich oben anführte, ausdehnen.

Den Hauptwert meiner hypothetischen Erklärungsweise erblicke ich jedoch in der Möglichkeit, einem der schwierigsten biologischen Probleme mit einer neuen heuristischen Waffe näher treten zu können.

Es dürfte wohl kaum eine zweite Tatsache der Ontogenese unserm Verständnis so viel Schwierigkeit bereiten als die Verteilung der sporadischen Teilungen in homogenen, zumal langsam wachsenden Geweben. Wenn wir in einer Epithelschicht oder einem ähnlichen homogenen Gewebe eine unter vielen Hunderten von gleichartigen Zellen in Karyokinese erblicken, so liegt die Schwierigkeit für die Erklärung, warum »gerade diese Zelle und gerade zu dieser Zeit« sich teilt und die benachbarten nicht, vor allem darin, daß die sonstigen, als veranlassende Momente heranzuziehenden Faktoren, wie Ernährungsverhältnisse, äußere Einwirkung, prospektive

Bedeutung, Qualitäten, Genealogie der betreffenden Zellen, soweit ersichtlich, sich als völlig gleichartig erweisen.

Um für das scheinbar »Zufällige« an der topographischen und zeitlichen Lokalisation des sporadischen Geschehens eine Erklärung zu finden, muß man an ein Zusammentreffen zweier oder mehrerer Momente denken, die voneinander unabhängige Variablen sind. Das Zusammentreffen solcher Faktoren wird stets im gleichen Sinne »zufällig« sein wie der Ausfall einer Nummer in der Roulette usw.

Ich möchte an dieser Stelle hervorheben, daß letztere These nicht so als Ausfluß rein spekulativer Erwägungen als zum Teil wenigstens eine fast unabweisbare Folgerung aus den faktischen Ergebnissen der vorliegenden Arbeit anzusehen ist. Denn das eigenartige Verhalten unsrer Objekte hat uns in der Tat die Anwesenheit zweier Partner aufgedeckt, die, an sich genommen, die nötigen Prämissen zur Zellbelebung wohl zu besitzen scheinen, der Teilungsakt aber trotzdem infolge fehlerhafter Koinzidenz derselben vereitelt wird. Es liegt somit hier mit größter Wahrscheinlichkeit ein Beleg für den oben aufgestellten Satz von den zwei unabhängigen Variablen vor.

Es darf mir hier nicht eingewendet werden, daß Kern und Plasma keine »unabhängigen« Variablen sind, da ja das intimste Wechselverhältnis zwischen beiden eine längst bewiesene Tatsache ist. Es handelt sich ja nur um die Eigenschaften der beiden Komponenten in bezug auf den Teilungsakt, und es soll nur gesagt werden, daß weder $K = f(P)$, (K = Kern, P = Plasma) und umgekehrt, noch daß $(K, P) = f(N)$ (N ein seiner Natur nach offenbleibender Faktor).

Als durchaus hypothetisch möchte ich meine weiteren Schlußfolgerungen bezeichen:

1. Die Verallgemeinerung des Unabhängigkeitsverhältnisses, die ich provisorisch für den Teilungsakt jeder Zelle im allgemeinen wage.

2. Die Identifizierung der postulierten »unabhängigen Variablen« mit der nachweisbaren Polarität der Eizelle und der (hypothetischen) Polarität des Kernes.

Ich habe allerdings einen weiteren, sehr schwerwiegenden Einwand zu erwarten.

Stellt sich nach meiner Hypothese eine Zellteilung gewissermaßen als Sache des Zufalls ein, so wären ja die streng geregelten wiederholten Teilungen bei der Furchung direkt unbegreiflich.

Ich habe allerdings schon früher zu erwägen gegeben, daß die »Polarität«, zumal des Kernes, keinesfalls als eine konstante, nicht einmal als eine ständig bestehende Größe aufgefaßt zu werden braucht: es liegt keine Schwierigkeit in der Annahme, daß dieselbe z. B. induziert bzw. überwunden werden kann.

Es kann somit unserm Verständnis keine Schwierigkeit bereiten, für den gesetzmäßigen Ablauf der Furchung folgende Annahme zu machen: die eigene Polarität des Kernes wird durch diejenige des Eiplasmas überwunden bzw. subordiniert.

Einen experimentellen Beleg für diese Annahme liefern u. a. die Erfahrungen Boveris über die Einstellung der Tetrasterfiguren ganz vorwiegend in einer bestimmten »karyokinetischen« Ebene.

Diese Annahme wird um so plausibler, wenn man das Mißverhältnis zwischen Plasma- und Kernvolumina während der Furchung erwägt, ein Mißverhältnis, welches ja nach R. Hertwig direkt als ausschlaggebender Faktor der Furchung anzusehen ist: die Furchung schreitet eben so lange fort, bis der Zelleib nicht mehr zu groß für den betreffenden Kern ist; es ist somit sehr wohl denkbar, daß der relativ zu große Zelleib unter Umständen auf die Polarität des Kernes umstimmend wirken kann, obwohl dies hauptsächlich nur für die Zustände eines besonders grellen Mißverhältnisses, d. h. für die ersten Furchungsetappen gelten wird, wodurch auch die größere Gesetzmäßigkeit speziell der ersteren erklärt werden könnte.

Ich möchte keinesfalls speziell auf diese Erklärung der Gesetzmäßigkeit des Furchungsverlaufes einen besonderen Wert legen: diese Frage hat auch meines Erachtens eine nur untergeordnete Bedeutung, da ja die Erklärung eines gesetzmäßigen Ablaufes irgend einer Erscheinung uns nie theoretische Schwierigkeiten bieten kann: ein adäquater Mechanismus wird sich für das Gesetzmäßige stets aufstellen lassen.

Die Schwierigkeit pflegt vielmehr darin zu liegen, das scheinbar Regellose, Zufällige einer Gesetzlichkeit zu subordinieren.

Denken wir an die Sachlage unmittelbar nach der Furchung, da beginnen erst die Schwierigkeiten der zweiten Kategorie:

Die intensive Zellvermehrung hört auf, wird vielmehr zu einer sporadischen und anscheinend regellosen, zufälligen Erscheinung. Und hier stehen wir vor dem eigenartigen Problem, welches, wie ich S. 545 erörtert habe, nur durch unsre Betrachtungsweise plausibel gemacht werden kann.

Ich möchte mich vorläufig auf diesen ganz allgemein gehaltenen Hinweis beschränken, in welcher Richtung der anstoßgebende Faktor der Zellvermehrung vielleicht zu suchen wäre.

Die Postulate, die dabei in Betracht kommen und vielleicht bisher nicht genügend berücksichtigt wurden, sind folgende:

1. Der gesuchte Faktor muß zeitliche Momente in sich einschließen, was, wie wir oben gesehen haben, für das Hertwigsche Prinzip nicht immer zutrifft.

2. Derselbe muß der wichtigen Tatsache gerecht werden können, daß Teilungen in einem größeren Zellverband, soweit wir beurteilen können, »regellos«, »zufallsmäßig« verteilt werden.

Um den angedeuteten Weg weiter auszubauen, muß vor allem in strenger, einwandfreier Weise eine Entscheidung darüber gefällt werden, ob die Teilungen tatsächlich »regellos« nach den Gesetzen des Zufalls erfolgen, wie es für eine flüchtige Betrachtung den Anschein hat.

Näheres darüber hoffe ich in nächster Zeit mitteilen zu können.

Die Hypothese, es möchte bei der Zellteilung ein Zusammentreffen zweier unabhängiger Variabeln notwendig sein, berührt das kardinale biologische Grundproblem über die Art und Charakter organischer Zusammenhänge und Determination, auf welches ich bei andrer Gelegenheit zurückzukommen gedenke.

Anm. Nach Abschluß des Manuskriptes kam mir durch die Güte der Verfasserin die Arbeit von B. Konopacka: »Die Gestaltungsvorgänge der in verschiedenen Entwicklungsstadien zentrifugierten Froschkeime« (Bulletin der Krakauer Akademie. 1908) zu, welche im Text leider nicht mehr berücksichtigt werden konnte.

Die Chromosomen von Strongylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus.

Von

Dr. F. Baltzer.

(Aus dem Zoologischen Institut Würzburg.)

Hierzu Tafel XXXVII und XXXVIII nebst 25 Textfiguren und 8 Tabellen.

Inhalt.

Einleitung.

Auf Anregung von Herrn Professor Boveri beschäftigte ich mich eingehender mit der Größe und Form der Chromosomen von *Echinus microtuberculatus* und *Strongylocentrotus lividus*. Das Ergebnis ist vorliegende Arbeit, deren Resultate zum Teil schon auf der Zoologenversammlung zu Stuttgart (Baltzer 1908b) mitgeteilt wurden. Es ist mir eine Freude, Herrn Prof. Boveri für den mannigfaltigen Rat und die vielen Anregungen im einzelnen und im wissenschaftlichen Arbeiten überhaupt zu danken. Ferner erhielt ich durch seine Güte den größten

Teil des Materials. Außerdem hatte Herr Prof. M. M. Metcalf aus Oberlin U. S. A. die Freundlichkeit, während eines Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Neapel eine Zucht von *Echinus*-Eifragmenten sowie eine Anzahl normaler Zuchten für mich anzulegen und zu konservieren. Herr Privatdozent Dr. A. Sommer-Würzburg züchtete für mich, ebenfalls in Neapel, eine Reihe von *Strongylocentrotus*-Zuchten. Beiden Herren spreche ich meinen besten Dank aus. Außer diesem Neapler Material untersuchte ich noch einige Zuchten von *Echinus*, welche ich während eines Aufenthaltes an der k. k. Biologischen Station zu Triest konserviert hatte.

Zur Konservierung wurde stets Pikrineisessig nach den Angaben Boveris (1901, S. 30) verwendet. Doch fiel trotz gleichmäßiger Behandlung die Konservierung ziemlich verschieden aus, und zwar treten nicht nur zwischen den einzelnen Zuchten, sondern auch zwischen den einzelnen Etappen der gleichen Zucht Unterschiede hervor.

Zum weitaus größten Teil wurden Schnittserien zur Untersuchung verwendet. Zur Färbung diente hauptsächlich Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Zur Kontrolle, besonders der Chromosomengröße, wurde Safranin gebraucht, wobei jedoch die Bilder, besonders in Hinsicht auf die Chromosomenform, viel weniger klar waren. Die Schnittdicke der Safraninpräparate betrug 5 μ, diejenige der Präparate nach Heidenhain meistens 5 oder 7,5 μ; für besondere Zwecke, worauf ich gegebenen Orts eingehen werde, 10 oder 15 μ. Auch bei dieser Dicke ließen sich noch recht gute Färbungen erzielen. Die Zeichnungen beziehen sich auf Apochr. 2 mm, Apert. 1,30; Comp.-Oc. 12 bei 149 mm Tubuslänge. Je nachdem die Zeichenebene sich 12 cm (Arbeitstischhöhe) oder 25 cm unter dem Objekttisch befand, belief sich die Vergrößerung auf 2730/1 und 3480/1. Erst bei diesen Vergrößerungen war es möglich, in den Abbildungen alle Einzelheiten deutlich anzugeben. In erster Linie wurde beim Zeichnen auf genaue Wiedergabe der Länge und der Form der Chromosomen gesehen. Die Stellung mußte zuweilen etwas geändert werden, wenn zwei Chromosomen, welche im Präparat bei verschiedener Einstellung sichtbar waren, in der Zeichnung genau aufeinanderfielen. Immerhin ist auch die Stellung in den meisten Fällen naturgetreu, auf alle Fälle immer dann, wenn es sich um einzelne charakteristische Chromosomen handelt. Die höhere oder tiefere Lage der Elemente innerhalb des Schnittes ist durch dunklere oder hellere Tönung kenntlich gemacht.

Gewöhnlich wurde von den Chromosomen jedes Schnittes eine besondere Figur hergestellt, so daß die ganze Chromosomenplatte einer Spindel in mehrere Teilfiguren zerfällt, da bei 5 oder 7,5 μ dicken Schnitten niemals die ganze Spindel in einem Schnitt enthalten ist. In einzelnen Fällen aber — mehrpolige Figuren — wurde die Figur aus mehreren Schnitten kombiniert. Da sich ganz exakte Anhaltspunkte für die Deckung der Schnitte nicht auffinden ließen, so ist die Stellung der Chromosomen dieser Figuren nicht durchaus genau. Als Marken dienten die Strahlungen.

Die Dicke der Chromosomen ist in den Zeichnungen nur ungefähr richtig. Ich werde weiter unten noch darauf eingehen.

I. Über die Größenverhältnisse der Chromosomen von Echinus und Strongylocentrotus.

Seit den Untersuchungen von Boveri (zuerst 1890, S. 31) ist bekannt, daß sich die Chromosomen der Seeigeleier in ihrer Länge unterscheiden. Die Bedeutung dieser Unterschiede, welche den Gegenstand des vorliegenden Abschnittes bilden, wird einerseits dadurch gekennzeichnet, daß, worauf Boveri (1891, S. 409) aufmerksam gemacht hat, die verschiedene Länge der Chromosomen bei konstanter Anzahl als Beweismittel für die Lehre der Chromosomenindividualität verwertet werden kann. Dazu kommt noch, daß sich diese Differenzen zugunsten der Annahme qualitativer Verschiedenheit der Chromosomen verwenden lassen (Boveri 1907, S. 69).

In erster Linie ist nun zu untersuchen, ob die Unterschiede in der Länge der Chromosomen etwa nur die Bedeutung zufälliger, verschiedener Kontraktionszustände besitzen, oder ob wir in ihnen typische Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Elementen zu sehen haben (vgl. Boveri, 1907, S. 69).

Da sich alle folgenden Angaben auf gefärbte Präparate beziehen, so möge auf die Technik kurz eingegangen sein. Ich habe, wie oben erwähnt, fast ausschließlich Heidenhainsches Eisenhämatoxylin bei 5, 7,5 und 10 μ dicken Schnitten benutzt. Es liefert weitaus die schärfsten Bilder und ist für Details oft allein brauchbar. Mit Delafieldschem Hämatoxylin und mit Hämalaun hatte ich keinen Erfolg.

Bekanntlich hängt die Größe, in der die Chromosomen erscheinen, bei der Heidenhainschen Färbung vom Grad der Differenzierung ab. Boveri (1901) hat in seiner Fig. 89*a* u. *b* die Chromosomen des

gleichen Präparates — ein Schnitt durch eine Furchungsspindel von *Ascaris* — in »zwei sehr nahe beieinanderliegenden Entfärbungsetappen« (loc. cit. S. 17) abgebildet. »Schon hier ist von einem zum andern die Abnahme in den Dimensionen der Chromosomen sehr deutlich.« Vergleichen wir die beiden Figuren, so ergibt sich, daß die Differenz hauptsächlich in bezug auf die Dicke der Chromosomen von Bedeutung ist. Die Verkürzung der Länge kommt bei den beträchtlichen Dimensionen des Chromosoms kaum in Betracht. Für uns ist dies deshalb von Wichtigkeit, weil wir uns ausschließlich mit der Länge, nicht aber mit der Dicke beschäftigen werden. Von großer Bedeutung sind für uns ferner die Feststellungen Wilsons (1906, S. 4). Nach diesem Autor ergibt sich, daß das Verhältnis der Chromosomengrößen zueinander bei verschiedener Extraktion des Farbstoffs unverändert bleibt. Die Richtigkeit der Resultate ist also von dem Grad der Differenzierung unabhängig, solange es sich nur um die Vergleichung der Chromosomenlängen innerhalb einer Spindel und nicht um absolute Maße handelt.

Um auch selbst noch einen Anhaltspunkt dafür zu bekommen, wieweit die Richtigkeit der Färbungsresultate nach Heidenhain geht, habe ich einige Präparate erst mit Safranin und dann nach Heidenhain gefärbt. Dabei wurde, wie gewöhnlich, so lange differenziert,

Tabelle I.

Fe-Hämatoxylin	Safranin	*Fe*-Hämatoxylin	Safranin
4.0	4,0	6.25	6,5
4,0	4,25	6,25	6,25
4,0	3,75	6,25	6,0
4,25	4,0	6,5	6,75
4.25	4,75	6.5	6,5
4,25	4,5	6.5	6,75
4,75	4,75	6,75	6,75
4,75	4,5	6,75	7,0
5,0	4,75	7,0	7,25
5,0	5,25	7,0	7,0
5,0	4,5	7,0	6,5
5,0	5,0	8,0	8,0
5.5	5,0	8.25	8.0
5.5	5,5	8,5	8,0
5.5	5,75	6,75 + 2,5	6,5 + 2,5
6,0	5,5	7,0 + 3,0	7,25 + 3,0
6,0	5,5		

bis das Protoplasma ganz blaß war. Die Resultate, welche sich hier ergeben haben, gelten also ungefähr auch für die übrigen nicht kontrollierten Serien. Untersucht wurden 4 Spindeln. In Tabelle I finden sich die Längen für 33 denselben entnommene Chromosomen. Sie wurden bei genau gleicher Vergrößerung gezeichnet und nachher ausgemessen. Es ist dieselbe Vergrößerung, welche auch für die Abbildungen dieser Arbeit angewendet wurde. Die bei HEIDENHAINscher Färbung und bei Safranin gemessenen Werte stehen nebeneinander.

Das Resultat ist folgendes: Mit beiden Verfahren ergeben sich die gleichen Längenmaße. Die Differenzen übersteigen nur in sechs Fällen 0,25 mm, niemals 0,5 mm; bald sind die Safraninmaße größer, bald die Eisenhämatoxylinmaße. Da ein Fehler in diesem Umfang wohl größtenteils dem Beobachter zur Last gelegt werden darf und kaum zu vermeiden ist, zumal bei den Safraninpräparaten die Chromosomen nicht so scharf wie bei der Eisenhämatoxylinmethode hervortreten, so dürfen wir wohl sagen, daß das HEIDENHAINsche Verfahren für unser Objekt Resultate liefert, welche denjenigen, die wir bei Anwendung spezifischer Kernfarbstoffe erhalten, sehr nahe kommen. In bezug auf die Dicke ist das Ergebnis weit unsicherer. Es wurde eine vom Pol gesehene Chromosomenplatte kontrolliert. Bei HEIDENHAINscher Färbung erschienen die Chromosomen beträchtlich dicker als bei Safraninfärbung.

Dagegen scheinen mir alle Methoden — es wurde außer den genannten auch Boraxkarmin gebraucht — darin dasselbe Resultat zu liefern, daß die Dicke für alle Chromosomen derselben Spindel im Stadium der Metaphase[1]) fast stets die gleiche ist. Sie kann infolgedessen bei Vergleichung des Volumens der Chromosomen einer Spindel unter sich außer acht gelassen werden. Unsre Vergleichung reduziert sich damit auf einen Vergleich der Längenmaße. Demnach sind auch, wofern nicht besondere Verhältnisse vorgelegen, die Zeichnungen nur in bezug auf die Länge mit möglichster Genauigkeit ausgeführt worden.

Ich möchte bei dieser Gelegenheit gleich auf einige Ausnahmen hinweisen, da sie mir geeignet scheinen, die Tatsache, daß alle Chromosomen gewöhnlich gleich dick sind, umsomehr ins Licht zu rücken. Bekanntlich steht im Stadium der Metaphase jedem

---

[1]) Bei den Chromosomen der Äquatorialplatte ist nach ERDMANN (1908, S. 84) die Dicke verschieden.

Chromosoma der einen Tochterplatte eines in der andern Platte gegenüber. Vergleicht man zwei solche zusammengehörige Tochterchromosomen, so sind sie im allgemeinen gleich lang und gleich dick. Die Längenunterschiede gehen nach meinen Messungen meistens nicht über 0,5 mm hinaus, was bei einer Durchschnittlänge der Chromosomen von 6—7 mm sehr wenig ist. Als Ausnahme kommen jedoch Fälle vor, wo die Längen erheblich verschieden sind; dann ist aber auch stets in der Dicke ein Unterschied zu konstatieren. In einem Falle war ein Chromosom merklich kürzer als das ihm entsprechende der andern Tochterplatte. An Dicke aber war es allen andern überlegen. Hier wird demnach eine Kontraktion stattgefunden haben.

Eine auffallende Dehnung konnte ich in zwei Fällen beobachten. Bekanntlich setzt bei der Spaltung der Seeigelchromosomen der Radienzug am einen Ende des sich spaltenden Mutterchromosomas an, und es entsteht dadurch, daß die beiden Tochterelemente zuerst auf dieser Seite auseinanderweichen, eine Y-förmige Figur. Allmählich schreitet die Trennung weiter vor, so daß die Chromosomen zuletzt nur noch mit dem äußersten Ende zusamenhängen, bis sie sich schließlich ganz voneinander lösen. Zuweilen aber kommt es vor, daß dieser Zusammenhang der beiden Elemente anormal lang andauert. Wir sehen in Fig. 5*a* und in Fig. 21 ein solches noch zusammenhängendes Chromosomenpaar, obschon dic Tochterplatten im ganzen bereits einen beträchtlichen Abstand gewonnen haben; das Stadium der Metaphase geht dem Ende zu. Die beiden noch zusammenhängenden Chromosomen haben, mit großer Wahrscheinlichkeit infolge des Radienzuges, dem sie nicht folgen konnten, eine außerordentliche Länge erreicht, in Fig. 5*a*, einer Spindel des 4-Zellenstadiums, 16 und 18 mm. Dem stehen Maße von 11 mm bei den nächstkürzeren Elementen gegenüber, welche, wie wir sehen werden (vgl. Tabelle IIIb S. 562), als normal gelten können. Bei den beiden in Rede stehenden Chromosomenpaaren ist somit eine starke Dehnung eingetreten, und damit stimmt überein, daß die Dicke hinter derjenigen der andern merklich zurückbleibt.

Wie daraus folgt, sind Verschiedenheiten in der Dicke der Chromosomen als Ausnahmen zu betrachten, welche wir auf anormale Verhältnisse zurückführen können. Dagegen bestehen, wie ein kurzer Blick auf die Abbildungen lehrt, beträchtliche Unterschiede in der Länge, und diese müssen als etwas Typisches angesehen werden. Diese Annahme erhält ihre Sicherheit dadurch, daß — wie ich glaube im folgenden zeigen zu können — in jeder Furchungs-

spindel und ebenso in den Spindeln späterer Stadien die gleichen Längenverhältnisse auftreten.

Es ist klar, daß für die Längenmessung nur solche Spindeln benutzt wurden, deren Chromosomen ihrer ganzen Länge nach in der optischen Ebene liegen, eine perspektivische Verkürzung daher ausgeschlossen ist. Nur wenn bei genauer Einstellung das Chromosoma mit einem Male in seiner ganzen Länge sichtbar wird, darf behauptet werden, daß seine Lage unsrer Forderung genügt. Während der Metaphase liegen alle Chromosomen typischerweise parallel zur Spindelachse. Nur solche Spindeln mit parallel zur Schnittrichtung orientierter Achse wurden zu den Messungen verwendet. MURRAY sagt in seiner Arbeit über Lepidosiren (1906): »Die perspektivische Verkürzung der Chromosomen in den Zeichnungen und ihre Krümmungen machen mit dieser Absicht (d. i. Feststellung der Größenunterschiede) vorgenommene direkte Messungen umsonst« S. 205). Demgegenüber hat unser Objekt erhebliche Vorzüge: Fast alle Chromosomen der Echiniden sind stäbchenförmig und gerade gestreckt. Die Lagerung der Elemente ist, wie ein Vergleich der Figuren

Tabelle II. *Echinus microtuberculatus.*

Nr.	Abstand der Tochterplatten	bis 3,75	4,0—4,75	5,0—6,0	6,25—7,0	7,25—8,0	8,25—9,25	9,5—10,5	10,75—11,5	Total
				Erste Furchungsspindel.						
1	8	2	9	15	4	3	—	3	1	37
2[1]	10	—	6	14	6	6	—	3	1	36
3	15	2	7	17	3	2	—	4	—	35
4	20	5	12	14	2	—	2	2	—	37
5	20	2	12	15	3	—	—	4	—	36
6	25	2	7	20	3	—	3	1	—	36
7[1]	25	—	9	17	4	2	—	4	—	36
				Spindel des 2-Zellenstadiums.						
8	35	2	7	18	3	—	2	2	—	34
				Bastarde: *Strongylocentrotus* ♂ × *Echinus* ♀. Furchungsspindel.						
9	30	1	10	13	6	1	3	1	—	35
10	40	2	6	14	6	4	4	—	2	38

[1] Fall mit drei Hufeisenchromosomen (vgl. Abschnitt V S. 585 ff.).

Murrays mit den meinigen ohne weiteres zeigt, bei Lepidosiren während der Metaphase viel unregelmäßiger als bei den Echiniden. Fick (1907, S. 86) hat Bedenken gegen die Genauigkeit der Messungen an Schnittpräparaten geäußert. Es wird sich jedoch für unser Objekt viel weniger darum handeln, ob wir es mit Schnitt- oder Totalpräparaten zu tun haben, als darum, ob die Spindel günstig liegt und alle Chromosomen in ihrer ganzen Länge parallel zur optischen Ebene orientiert sind.

In Tabelle II sind in Nr. 1—7 die Längenmaße der Chromosomen für sieben Furchungsspindeln aus *Echinus*-Eiern zusammengestellt, wobei fast immer beide Tochterplatten berücksichtigt wurden, wodurch etwaige Fehler so ziemlich kompensiert werden dürften. Die Maße (in mm) beziehen sich auf Zeichnungen in 3480facher Vergrößerung.

Für jede Spindel ist der Abstand der Tochterplatten, von Mitte zu Mitte gerechnet, in der Tabelle eingetragen. Daraus läßt sich entnehmen, ob wir es mit einer Mitose zu Beginn oder gegen Ende der Metaphase zu tun haben. Die Fälle sind nach ihrem Alter angeordnet. Nr. 1 hat eben erst die Spaltung vollendet, Nr. 7 ist ungefähr in Mitte der Metaphase. Die kleinsten Chromosomen messen 2—3 mm, die längsten 11—12 mm.

Die Längenmaße wurden auf acht Kolonnen verteilt, so daß auf jede durchschnittlich der Bereich eines Millimeters trifft. In jeder Kolonne ist die Zahl der Elemente eingetragen, deren Länge zwischen die am Kopf der Kolonne stehenden Maße fällt. In der Spindel Nr. 1 sind z. B. neun Chromosomen von 4,0—4,75 mm, 15 von 5,0—6,0 mm Länge vorhanden usw. In der letzten Kolonne ist für jedes Ei die Gesamtzahl der Chromosomen eingetragen, durchschnittlich 36. Wir müssen bei Abweichungen von dieser Zahl in der vorliegenden Tabelle mit Beobachtungsfehlern rechnen. Auch ist zu berücksichtigen, daß durch den Schnitt nicht selten Chromosomen entzweigeschnitten werden.

Bevor ich die Ergebnisse dieser Zusammenstellung bespreche, will ich noch auf die Resultate bei *Strongylocentrotus* eingehen. Es standen mir zwei Zuchten, A und B, zur Verfügung, die zu den Tabellen IIIa und IIIb das Material geliefert haben. Die Anordnung ist im wesentlichen dieselbe wie bei Tabelle II. Nur für die längeren Maße wurde die Abgrenzung der Kolonnen etwas verändert, was deshalb notwendig war, weil die Längenmaxima von *Strongylocentrotus* höher liegen als diejenigen von *Echinus*.

In Tabelle IIIa beziehen sich Nr. 1—7 auf erste Furchungsspindeln. Nr. 1 mit 15 mm Abstand der Chromosomenplatten (Fig. 11, Tafel XXXVII) stellt eine Spindel kurz nach der Spaltung der Chromosomen, Nr. 7 mit 45 mm Abstand eine sehr späte, dicht vor der Kernreduktion stehende Metaphase dar. Auch hier ist die Chromosomenzahl 36[1]). Die Tabelle von Zucht B wird später besprochen werden.

Tabelle IIIa. *Strongylocentrotus lividus.* Zucht A.

Nr.	Abstand der Tochterplatten	bis 3,75	4,0—4,75	5,0—6,0	6,25—7,0	7,25—8,5	8,75—9,5	9,75—10,5	10,75—11,25	11,5—12,5	12,75 u. mehr	Total
					Erste Furchungsspindel.							
1[2])	15	2	5	12	9	3	—	2	—	1	1	35
2	18	3	8	13	5	4	—	2	—	—	—	35
3[2])	25	4	6	15	3	4	—	1	1	—	—	34
4	40	8	7	13	2	2	—	2	—	—	—	34
5[2])	40	1	8	16	6	3	—	1	1	—	—	36
6	40	2	6	12	9	4	—	—	1	1	—	35
7	45	2	10	14	6	2	—	2	—	—	—	36
					Spindel des 2-Zellenstadiums.							
8[2])	36	2	9	13	7	3	—	2	—	—	—	36
9	45	1	3	12	10	9	—	2	—	—	—	37
10	45	1	6	13	9	5	—	—	2	—	—	36
					Durchschnitt.							
—	—	3	7	13	7	4	—	1	1	—	—	36

In erster Linie lehren die Zahlen, daß es nicht möglich sein dürfte, eine exakte Gleichmäßigkeit aufzufinden, wonach für eine bestimmte Länge in jeder Furchungsspindel die nämliche Zahl von Chromosomen vorhanden ist. Die Längenmaße unterliegen gewissen Schwankungen. Wir haben zuweilen Fälle, wo die durchschnittliche Länge bedeutend geringer ist, wie in Nr. 4, Tabelle II und Nr. 4, Tabelle IIIa. Immerhin, eine gewisse Regelmäßigkeit läßt sich nicht verkennen. Wir sehen, daß die Kolonne 5,0—6,0 mm die große Mehrzahl der Elemente enthält, obgleich die Zahl der in ihr enthaltenen Längenstufen nur wenig größer ist als in den übrigen Kolonnen, daß dagegen diejenigen Elemente, welche eine Länge von weniger als 5,0 oder mehr als 6,0 mm besitzen, umsoweniger zahl-

---

[1]) Über ganz genaue Zählungen vgl. S. 590.

[2]) Fall mit unpaarem, kleinem Hakenchromosom (vgl. Abschnitt V, S. 586).

reich sind, je weiter sie sich von jenem Mittelwert entfernen. *Strongylocentrotus* und *Echinus* verhalten sich hierin gleich. Wir kommen aber bei genauerem Studium der beiden Tabellen zu einem typischen Unterschied zwischen beiden Species. Bei beiden haben wir eine Anzahl besonders langer Chromosomen, welche — und dies ist von Bedeutung — sich den nächstkürzeren nicht direkt anschließen. Betrachten wir zuerst *Echinus*, z. B. Nr. 3 in Tabelle II, so sehen wir von der Länge 3,75 bis 8,0 eine kontinuierliche Zahlenreihe, alle Längendimensionen bis 8,0 mm sind durch Chromosomen repräsentiert. Dagegen fehlen Chromosomen von 8,25—9,25 mm Länge völlig. Dann aber sind vier Chromosomen vorhanden, welche die Länge 9,25 mm übersteigen, gegenüber allen andern also eine gesonderte Gruppe bilden. Wie in Nr. 3 ist diese Erscheinung durchgängig in Tabelle II zu beobachten, auch dort, wo sich die vier in Rede stehenden Elemente auf zwei Kolonnen verteilen: bei *Echinus* bilden stets vier Chromosomen von besonderer Länge gegenüber den andern Chromosomen eine isolierte Gruppe.

Anders liegen die Dinge bei *Strongylocentrotus* (Tabelle IIIa). 34 Elemente lassen sich zu einer kontinuierlichen Reihe anordnen, deren Längenmaße von 3,75 bis zu 8,5 mm ansteigen. Für 8,75 bis 9,5 mm sind keine Chromosomen vorhanden. Dagegen finden sich stets zwei Chromosomen, deren Länge 9,5 mm übersteigt. Wir haben also hier auch eine isolierte Gruppe, welche aber nur aus zwei Chromosomen besteht. Die Fälle Nr. 2—7 stimmen überein. Nur Nr. 1 macht eine gewisse Ausnahme; hier sind zwei isolierte Gruppen vorhanden, deren eine bei zirka 12,5 mm Länge derjenigen der übrigen Fälle entspricht. Auch da können wir somit von einer Sonderstellung der beiden in Rede stehenden Chromosomen sprechen.

Aber nicht nur durch die Länge sind diese beiden Elemente charakterisiert, sondern auch, wie im folgenden Abschnitt dargelegt werden soll, durch die Form. Jetzt sei nur soviel bemerkt, daß sie sich vor den andern — stäbchenförmigen — Elementen dadurch auszeichnen, daß das dem Pol zugekehrte Ende hakenförmig umgebogen ist. Bei *Echinus* finden sich unter den vier Chromosomen der Sondergruppe zwei derart gestaltete, während die beiden andern Stäbchenform besitzen. Zusammenfassend können wir somit sagen: Bei *Strongylocentrotus* und *Echinus* finden wir außer den stäbchenförmigen Chromosomen von mittlerer Länge zwei hervorragend lange, hakenförmige Elemente. Bei *Echinus* finden wir neben diesen genannten noch zwei ungefähr ebenso lange stäbchenförmige Chromosomen. In

Fig. 1*a* u. *b* sind die Chromosomentochterplatten einer ersten Furchungsspindel von *Strongylocentrotus* dargestellt. Jedes der einem Schnitt entsprechenden Teilbilder enthält ein Paar von mit Rot eingezeichneten Haken, welche, wie leicht zu sehen ist, in ihrer Gesamtlänge (großer und kleiner Schenkel) alle andern Chromosomen beträchtlich an Länge übertreffen. In Fig. 3*a* u. *b* sind die Chromosomen einer Furchungsspindel von *Echinus* abgebildet. Die beiden rot markierten Haken liegen in Fig. 3*a*, wo sich auch eines von den beiden langen, stäbchenförmigen Elementen befindet, während das zweite in Fig. 3*b* zu erkennen ist. Der Größenunterschied zwischen diesen und den andern stäbchenförmigen Chromosomen tritt deutlich hervor.

Wenden wir uns nun zu der Frage zurück, ob die Längendifferenzen der Seeigelchromosomen nur als zufällige Kontraktionserscheinungen anzusehen sind, so glaube ich, mit Sicherheit darauf eine verneinende Antwort geben zu können. Es kehren, abgesehen von einigen durch besondere Umstände erklärten Abweichungen, die gleichen Maße in ungefähr gleichem Prozentsatz so regelmäßig in allen Eiern wieder, daß man an Zufälle nicht denken kann; vielmehr hat jedes Chromosoma sein typisches Längenmaß.

Ein weiterer Umstand, wodurch eine verschieden starke Kontraktion der Chromosomen höchst unwahrscheinlich gemacht wird, liegt darin, daß die Länge eines jeden Chromosomas während der ganzen Metaphase allem Anschein nach ziemlich unverändert bleibt. Tabelle II und besonders Tabelle IIIa bietet dafür die nötigen Belege. Die beiden durch ihre Hakenform ausgezeichneten Elemente erscheinen in den Spindeln, welche im Anfang und denjenigen, die am Ende der Metaphase stehen, ungefähr gleichlang. Wir können höchstens am allerletzten Ende der Metaphase manchmal eine Verkürzung der Chromosomen feststellen. In Tabelle IV (S. 568) sind für die Hakenchromosomen der schon in Tabelle IIIa verwerteten Furchungsspindeln noch genauere Angaben gemacht. Beschränken wir uns auf die Zahlen der Gesamtlänge. Für Nr. 7 — Ende der Metaphase (vgl. Tabelle IIIa, Nr. 7) — beträgt sie 10,0 mm, für Nr. 2 — Anfang der Metaphase — 10,5 mm. Ein Unterschied ist kaum vorhanden. Auch wenn wir die Reihe Nr. 1—7 durchgehen, können wir weder eine gesetzmäßige Abnahme noch eine Zunahme konstatieren. Genau dasselbe Resultat ergibt auch ein Vergleich der Längen sämtlicher Elemente an Hand der Tabelle IIIa. Nur darauf sei noch aufmerksam gemacht, daß während der Spaltung bei einzelnen Chromosomen zuweilen eine gewisse Dehnung eintritt. Dies

scheint aber weder für alle Chromosomen noch durchgreifend für alle Spindeln zu gelten. Ob damit auch die verhältnismäßig beträchtlichen Längendimensionen von Nr. 1 (Tab. IIIa) erklärt werden können, möchte ich dahingestellt sein lassen.

Jedenfalls aber dürfen wir annehmen, daß jedes Chromosoma während der ganzen Metaphase eine konstante Länge besitzt. Ich betone diesen Punkt deshalb, weil R. Fick (1905, S. 193) in bezug auf die Chromosomenform, als deren Charakteristikum wir wohl bei stäbchenförmigen, gleich dicken Elementen die Länge anzusehen haben, starke Zweifel geäußert hat: »Überhaupt sind die Unterschiede in der Chromosomenform, die an Schnitt- und Quetschbildern gefunden wurden, natürlich immer nur gewissermaßen Momentbilder; in der nächsten Viertelstunde wäre das Bild desselben Chromosoms gewiß ein ganz anderes gewesen und würde vielleicht nicht mehr zu der beliebten Deutung passen.« Ich werde weiter unten auf die hakenförmigen Chromosomen und andre Elemente von besonderer Gestalt näher eingehen, und es wird sich zeigen, daß auch da Formveränderungen während der Metaphase nicht eintreten. Aber schon das hier Mitgeteilte scheint mir für unser Objekt der Fickschen Auffassung entgegenzustehen.

Außer an ersten Furchungsspindeln konnte ich auch an Spindeln der nächsten Furchungsstadien bis zum 16 zelligen Keim Untersuchungen vornehmen. Es ist klar, daß, vom Standpunkt der Individualitätstheorie aus, in späteren Stadien entsprechende Längenverhältnisse und Chromosomenformen wie in der ersten Furchungspindel zu erwarten sind. Die Tatsachen erfüllen das Postulat vollauf.

Betrachten wir zunächst das 2-Zellenstadium. In Tab. II, Nr. 8 sind die Längenmaße der Chromosomen aus der einen Spindel eines solchen Keimes von *Echinus* eingetragen. Auch hier begegnen uns wieder jene zwei hakenförmig umgebogenen und die zwei besonders langen stäbchenförmigen Chromosomen, und auch hier fällt die Hauptzahl der stäbchenförmigen Elemente zwischen die Längenmaße 5,0 und 6,0 mm.

In Fig. 8 (Taf. XXXVII) ist eine Spindel aus einem 2-Zellenstadium abgebildet: die beiden Haken rot; von den beiden langen Stäbchen konnte nur das eine nachgewiesen werden. In andern Spindeln fanden sich jedoch beide. Das Material, in welchem die 2-Zellenstadien enthalten waren — es ist eine andre, in Triest gezogene Zucht als die den Furchungsspindeln zugrunde liegende —, war wenig günstig. Immerhin halte ich es für bewiesen, daß im 2-Zellenstadium von

Echinus dieselben Längenverhältnisse wiederkehren, wie wir sie in den Furchungsspindeln feststellen konnten.

Vielleicht ließe sich noch der Einwand erheben, daß wir, da es sich um zwei verschiedene Zuchten handelt, die beiderseitigen Ergebnisse nicht vergleichen dürfen. Bei *Strongylocentrotus*, dessen Material mir reichlicher vorlag, können wir diesen Einwand ausschließen. In Nr. 8—10 (Tabelle III a) sind die Messungen für Spindeln von drei zweizelligen Keimen gegeben, welche der gleichen Zucht (A) wie Nr. 1—7 angehören. Das 2-Zellenstadium wurde 120 Minuten, das Stadium der ersten Furchungsspindeln 70 Minuten nach der Befruchtung abgetötet. Die Übereinstimmung beider Stadien ist klar. Die charakteristische Sonderstellung der beiden langen hakenförmigen Chromosomen ist ebenso nachweisbar wie im ungeteilten Ei. Die Mehrzahl der stäbchenförmigen Elemente fällt auch hier auf die 5,0—6,0 mm umfassende Kolonne. Wenn ein geringer Unterschied namhaft zu machen ist, so ist es der, daß die Zahl der längeren Elemente (Kolonne von 6—7 mm) etwas zugenommen hat.

Die Resultate für die weiteren Furchungsstadien von *Strongylocentrotus* sind in Tabelle III b (folg. S.) dargestellt, welcher eine andre Zucht (B) als Tabelle III a zugrunde liegt. Dies muß deshalb bemerkt werden, weil die Längenmaße der Chromosomen hier etwas andre sind als in Zucht A. Vergleichen wir die ersten Furchungsspindeln beider Zuchten miteinander, so ist zu betonen:

In B sind nur selten Chromosomen unter 4,0 mm zu finden, während A durchschnittlich deren zwei oder drei aufweist. Ferner ist die Zahl der Chromosomen zwischen 6 und 7 mm bei B größer. Die längsten Chromosomen der Zucht B reichen bis zu 12,5 mm, ein Maß, welches von A nur in einem Ausnahmefalle erlangt wird. Durchgehend sind die Chromosomen bei B etwas länger als bei A.

Die Fixierung ist dieselbe. Wir haben es hier wohl mit Variationen zwischen den einzelnen Individuen der Species zu tun.

Die Verhältnisse des 2-Zellenstadiums schließen sich auch in Zucht B denjenigen des ungeteilten Eies an.

Die 4-, 8- und 16-Zellenstadien bieten ein ähnliches, aber nicht gleiches Bild. Merkwürdigerweise hat gegenüber den beiden ersten Stadien die Länge der Chromosomen zugenommen. Die Hakenchromosomen gehen fast durchweg über 12,75 mm, das Maximum in der Furchungsspindel, hinaus. Ja, die Unterschiede sind sogar noch beträchtlicher, als Tabelle III b zu erkennen gibt. Wie wir aus Tabelle IV entnehmen können, sind Längen von 13—14 mm nichts

Tabelle IIIb. *Strongylocentrotus lividus.* Zucht B.

Nr.	Abstand der Tochterplatte	bis 3,75	4,0—4,75	5,0—6,0	6,25—7,0	7,25—8,5	8,75—9,5	9,75—10,5	10,75—11,25	11,5—12,5	12,75 u. mehr	Total
					Erste Furchungsspindel.							
1	25	—	6	11	11	5	—	—	1	1	—	35
2	50	—	5	10	9	6	1	—	—	2	—	33
					Spindel des 2-Zellenstadiums.							
3	38	1	4	11	11	5	1	—	—	2	—	35
4	50	—	8	14	6	4	1	1	—	1	—	35
					Spindel des 4-Zellenstadiums.							
5	35	—	3	5	9	11	2	3	1	—	2	36
					Spindel des 8-Zellenstadiums.							
6	20	—	6	8	9	6	1	2	2	—	2	36
7	27	—	5	10	9	6	2	1	—	1	1	35
					Spindel des 16-Zellenstadiums.							
8	21	—	7	13	7	4	2	1	1	—	2	37
9	22	1	6	9	7	7	2	2	—	—	2	36
					Durchschnitt aus 4-, 8- und 16-Zellenstadium.							
5—9	—	—	6	9	8	7	2	2	1	—	2	36

Seltenes. Im Verhalten der stäbchenförmigen Chromosomen kommt die gleiche Tatsache zum Ausdruck: Die Länge steigt bis zu 11,25 mm (gegen 9,75) an. Unzweifelhaft erfahren also in diesem Material die Chromosomenlängen zwischen dem 2- und 4-Zellenstadium eine Zunahme. Ob wir darin eine für die Echiniden allgemeine Erscheinung zu sehen haben, oder ob in unsrer Zucht hierin nicht ganz typische Zustände herrschen, bleibt fraglich. Die Konservierung kann jedenfalls nicht die Ursache sein, denn sämtliche Stadien wurden in gleicher Weise fixiert und alle zu gleicher Zeit und in gleicher Weise weiterbehandelt.

Im ganzen aber ist, wie mir scheint, durch diese Längenmessungen der sichere Beweis erbracht, daß die Chromosomen während der ersten Furchungen in jeder Zellgeneration wieder in ähnlichen Längenverhältnissen erscheinen. Wir kommen also zum gleichen Ergebnis, welches in andern Tiergruppen, insbesondere bei den Insekten, schon in weitem Umfange festgestellt wurde. Daß hierdurch

den Forderungen der Individualitätstheorie vollauf genügt wird, bedarf wohl kaum der Erwähnung.

Es sei noch erwähnt, daß sich in einem Ei, in dem die zweite Richtungsspindel ausgebildet war, Größendifferenzen bei den Chromosomen erkennen ließen. BRYCE hat 1903 eine Arbeit über die Eireifung von *Echinus esculentus* veröffentlicht. Wie mir scheint, dürfen auch bei den Chromosomen seiner Figuren (Fig. 18 und 21 loc. cit.) verschiedene Größen angenommen werden, wenn auch Dehnungen und Kontraktionen (nach der Ansicht von BRYCE) eine große Rolle spielen sollten.

In der Literatur finden sich Größendifferenzen der Chromosomen schon seit langem erwähnt. RABL (1885) berichtet über die Chromosomen in den Zellen von *Salamandra*-Epithel: »Die einzelnen Fadensegmente sind von ungleicher Länge« (S. 239). Für Seeigel hat, soviel ich sehe, zuerst BOVERI (1890, S. 31; 1891) festgestellt, daß »die Fädchen von sehr verschiedener Länge« sind, und 1904 betont, er habe »frühere gelegentliche Beobachtungen über Größenunterschiede zwischen den Chromosomen der Echinodermenkeime wiederholt und finde z. B. bei *Strongylocentrotus lividus* sehr deutliche Verschiedenheiten« (S. 57). Dasselbe, »the very considerable varition in size« (S. 27), besagen auch die Photogramme von WILSON (1895, phot. 31) und die Figuren, welche BOVERI in seinem Werk »Über die Natur der Centrosomen« (1901; Fig. 28, 29, 57, 58) gegeben, welche wohl die genaueste Darstellung solcher Verschiedenheiten bieten.

In neuester Zeit hat RH. ERDMANN (1908) Messungen an den Chromosomen verschiedener Furchungsstadien von Echiniden mitgeteilt. Es fanden sich (S. 85 loc. cit.) im 32-Zellenstadium Chromosomen von 4,0, 4,5 und 5,0 μ. Die Längendifferenz beträgt also etwa $^1/_4$ der Länge. Leider standen mir 32-Zellenstadien nicht zur Verfügung. Da jedoch im 16-Zellenstadium (vgl. Tab. III b) die kürzesten Chromosomen bei der von mir angewandten Vergrößerung 4,0, die längsten aber mindestens 12,75 mm messen, d. h. die längsten Chromosomen dreimal so lang sind wie die kürzesten, so ist mir wahrscheinlich, daß die von ERDMANN gemessenen Chromosomen nur solche von mittlerer Länge gewesen sind. Dies ist um so leichter möglich, als ERDMANN »Chromosomen aus verschiedenen Äquatorialplatten« (S. 84 und 85), allem Anschein nach aber nicht sämtliche Chromosomen einer Äquatorialplatte gemessen hat. Die längsten Chromosomen können ihrer Beobachtung dabei entgangen sein. In bezug auf die Größendifferenzen der Chromosomen sagt ERDMANN:

»Die Größenunterschiede sind durch Zufälligkeiten im Wachstum hervorgerufen, die nicht berechtigen, verschiedene Arten von Chromosomen anzunehmen (S. 85). Die Gesetzmäßigkeit im wiederholten Auftreten bestimmter Chromosomenlängen, welche wir nachweisen konnten, scheint mir der ERDMANNschen Auffassung zu widersprechen. Auch sind wohl die von mir beobachteten Längendifferenzen zu groß und zu konstant, um nur durch Zufälligkeiten im Wachstum erklärt werden zu können. Im Stadium der Äquatorialplatte wird nach der erwähnten Autorin die geringe Länge häufig durch größere Dicke kompensiert (loc. cit. S. 84). Für die Metaphase ist eine solche Kompensation höchstens in ganz geringem Maß vorhanden. ERDMANN hat unter den von ihr untersuchten Äquatorialplatten niemals »solche mit gleichgroßen Chromosomen gesehen« (S. 85). Untersuchungen, die ich an diesem Stadium vornahm, hatten ebenfalls ein negatives Resultat, was jedoch leicht verständlich ist, wenn man bedenkt, daß die Äquatorialplatten im Echinidenei für eine Feststellung dieser Art äußerst ungünstig sind. Für das Stadium der Metaphase dagegen ist durch die Angaben vorliegenden Kapitels, zu welchen die folgenden Abschnitte noch Ergänzungen und eingehende Bestätigungen liefern werden, ein paariges Vorkommen bestimmter Chromosomen erwiesen.

Es erübrigt nun noch, die in den Tabellen enthaltenen Daten mit Rücksicht auf die Kernplasmarelation einer kurzen Besprechung zu unterziehen. Aus neuester Zeit liegen darüber zwei Arbeiten vor, die schon genannte RH. ERDMANNS (1908), die andre von E. GODLEWSKI (1908).

Nach ERDMANN vermindert sich die Länge der Chromosomen vom ungeteilten Ei bis zum 16-Zellenstadium in der Normalkultur von 8,53 auf 4,46 μ (S. 89). Dagegen habe ich, wie aus meinen Tabellen IIIb und IV (S. 568) hervorgeht, eine solche Abnahme nicht beobachten können. Eine Volumenverminderung in dem Maß, wie sie ERDMANN annimmt, ist damit sehr unwahrscheinlich. Besonders auffällig ist nach ERDMANN die Abnahme an Länge zwischen der ersten und zweiten Furchung. Das Durchschnittsmaß geht von 8,53 auf 6,12 zurück. Nach meinen Messungen, welche sich hierin auf *Echinus* und *Strongylocentrotus* und auf mehrere Zuchten stützen, trifft dies nicht zu. Die Chromosomen erreichen in der zweiten Furchungsspindel die gleiche Länge wie in der ersten. Möglicherweise unterliegen sie im Stadium der Äquatorialplatte noch Veränderungen und nehmen erst nach der Spaltung die für sie typische Länge an. Damit ließen sich vielleicht die Differenzen zwischen unsern Angaben erklären. Ferner würde damit erklärt, weshalb

ERDMANN im Auftreten der Chromosomenlängen keine Gesetzmäßigkeit finden konnte. Andrerseits ist wohl auch die Möglichkeit vorhanden, daß sich unsre Kulturen verschieden verhalten.

GODLEWSKI hat gefunden (1908, S. 286), daß sich noch auf dem 32-Zellenstadium die Kerngröße von derjenigen der ersten Furchungsstadien beinahe nicht unterscheidet, wie auch schon O. HERTWIG bei *Strongylocentrotus* (1876, S. 406) beobachtet hat. Nach ERDMANN dagegen tritt eine beträchtliche Volumenabnahme ein (S. 89 loc. cit.): 2-Zellenstadium 8347,2 μ^3; 16-Zellenstadium 578,8 μ^3. Mit meinen Resultaten stimmen diejenigen GODLEWSKIS gut überein, wenn auch ein exakter Vergleich nicht statthaft sein mag, weil bei ruhenden Kernen die Imbibitionsfähigkeit eine nicht kontrollierbare Rolle spielen kann (vgl. R. HERTWIG, 1908, S. 25 ff.; ERDMANN, 1908, Kurvenbild S. 111.)

Die Chromosomen des Blastulastadiums dagegen stehen an Volumen hinter denjenigen der ersten Furchungen zurück, und zwar haben sie sowohl an Länge als auch allem Anschein nach an Dicke abgenommen. Es lagen mir zwei Etappen vor, die jüngere — etwa 10 Stunden nach der Befruchtung fixiert — mit typischen, ausgebildeten, noch wenig differenzierten Blastulis, wie sie von H. SCHMIDT (1904) als Fig. 10[20] abgebildet wurden, die ältere mit solchen im Beginn der Mesenchymbildung, was ungefähr der SCHMIDTschen Fig. 14[40] entspricht. Die Chromosomen der Blastulen beider Etappen habe ich, bei meinen allerdings nur wenigen Messungen, deutlich kleiner gefunden als diejenigen der ersten Furchungsstadien. In dieser Richtung stimmen also meine Beobachtungen mit denjenigen ERDMANNS überein.

Nach der Anschauung BOVERIS (1905b, S. 38 ff.) hat man »junges« und »ausgewachsenes« Chromatin zu unterscheiden. Das Tochterchromosoma besitzt junges Chromatin; es muß, um wieder teilungsfähig zu sein, wachsen. Als typisch nimmt BOVERI an, daß dieses Wachstum immer wieder zur gleichen Größe führt. Für die Furchung der Echiniden trifft dieser Satz nach dem Gesagten nicht zu[1]).

R. HERTWIG (1908) sagt, was durch die Arbeit von ERDMANN bestätigt wird, es ergebe sich »eine unverkennbare Korrelation von Zellgröße und Chromosomengröße; je kleiner die Zellen werden, um so kleiner werden auch die Chromosomen« (S. 25). Dies wird für die späteren Stadien auch durch meine Erfahrungen bestätigt.

---

1) Übrigens hat BOVERI (1907, S. 203) auf Grund der Variationen in der Größe von Kernen mit gleicher Chromosomenzahl eine Regulation der Chromosomengröße nach der Zellgröße für nicht unwahrscheinlich erklärt.

II. Über die Form der Chromosomen.

Während wir uns im vorigen Abschnitt nur mit der Länge der Chromosomen beschäftigt haben, kommen wir nun zu der Betrachtung der Form.

A. Spindel der ersten Teilung.

Nach den bisherigen Angaben in der Literatur haben die Chromosomen der Seeigeleier typischerweise die Form vor geraden Stäbchen. Doch findet sich schon bei Boveri (1901) eine Figur (Fig. 57, Taf. V), in welcher sich neben stäbchenförmigen ein hakenförmig gekrümmtes Chromosoma erkennen läßt (vgl. auch Boveri, 1907, Fig. XXVII, S. 69). Wir haben bei unsern zwei Echinidenspecies unter den Chromosomen jeder Tochterplatte, wie schon im vorigen Abschnitt gezeigt wurde, zwei Elemente von hervorragender Länge gefunden und kurz hervorgehoben, daß dieselben außerdem durch eine hakenförmige Umbiegung des gegen den Pol gerichteten Endes charakterisiert sind. Auf diese Form soll hier näher eingegangen werden, und zwar zuerst an Hand der in späterer Metaphase stehenden Spindeln, weil hier die Verhältnisse am klarsten zutage liegen.

Ich beginne mit *Strongylocentrotus*. Die in Rede stehende hakenförmige Krümmung besteht, wie eine große Anzahl von Präparaten ohne Ausnahme zeigen, in einer scharfen Umbiegung des nach dem Pol gekehrten Endes. Jedes dieser Chromosomen besitzt einen größeren Schenkel und einen parallel gerichteten kleineren, welcher dem längeren eng anliegt, wie aus Fig. 1 a und b ersichtlich wird. Die Chromosomen liegen in zwei, den beiden Teilfiguren a und b entsprechenden Schnitten. Sie sind zu zwei Tochterplatten angeordnet, in denen die paarweise sich entsprechenden Elemente einander gegenüberstehen. Von den Sphären sind nur die zu den Chromosomenplatten führenden Sektoren eingezeichnet[1]). In jeder der beiden Figuren a und b ist ein Hakenpaar zu sehen. Alle vier Elemente besitzen fast gleiche Größe; die sich gegenüberliegenden Antagonisten haben gleiche Form und symmetrische Orientierung der beiden Schenkel, welche voneinander deutlich unterschieden werden können.

Es sei hier gleich erwähnt, daß je nach dem Grad der Differenzierung die beiden Schenkel einzeln erkennbar sind, wie in der be-

[1]) In den übrigen Figuren wurde auf die Angabe der Sphären, soweit es sich um ähnliche Stellungen wie in Fig. 1 handelt, verzichtet.

sprochenen Figur, oder aber einen einheitlichen Körper zu bilden scheinen. Dieser Fall, den wir z. B. in Fig. 12 c und d vor uns haben, wird bei ungenügender Differenzierung eintreten, wobei aber stets an der Stelle, wo in den klaren Bildern der kleinere Schenkel endigt, ein stufenartiger Absatz hervortritt. Niemals — dies sei betont — ist eine allmähliche Verdickung des Chromosomas nach dem Pol hin zu bemerken. Es ist leicht ersichtlich, daß dadurch ein fast nie versagendes Kriterium zur Erkennung der Hakennatur gegeben ist. Ferner ist auch an solchen Objekten eine Ausmessung der beiden Schenkel beinahe ebenso sicher auszuführen, wie wenn dieselben getrennt erkennbar sind.

Die Daten über die Größenverhältnisse der Hakenchromosomen sind in Tabelle IV zusammengestellt, und zwar meistens unter Berücksichtigung beider Tochterplatten, welche als A und B bezeichnet sein mögen. Nr. 1—7 beziehen sich auf die Spindeln der ungeteilten Eier aus der Zucht A, welche schon in Tabelle IIIa besprochen wurden. In jeder mit I und II bezeichneten Hauptkolonne findet sich links die totale Länge des Hakenchromosoms und rechts, durch ein Pluszeichen verbunden, die Länge der beiden einzelnen Schenkel. Wie sich zeigt, besteht zwischen den beiden Haken eine gewisse Längendifferenz, indem im Mittel der eine 10,7, der andre 11,3 mm mißt. Zuweilen kommen aber auch gleich lange Haken vor, wie in Nr. 7. Das Verhältnis der beiden Schenkel beträgt im Mittel

$$7{,}6 : 3{,}1 = 2{,}45 : 1 \text{ und}$$
$$8{,}0 : 3{,}3 = 2{,}42 : 1.$$

Für beide Haken ist also das Verhältnis ganz ähnlich; es kehrt auch in allen Eiern mit geringen Variationen wieder. Wie wir aus der Tabelle sehen, variiert dagegen die Hakenlänge in recht hohem Maß. In einer Spindel beträgt sie nur 9,75, in einer andern 14,0 mm. Eine ähnliche Variabilität dürfen wir wohl auch für die stäbchenförmigen Chromosomen annehmen, und darin haben wir, wie mir scheint, eine Ursache dafür, daß sich ein stets gleiches Vorkommen der verschiedenen Chromosomenlängen nicht feststellen ließ.

Echinus microtuberculatus bietet in bezug auf die Haken nichts Neues. Fig. 2 und 3 geben die Bilder zweier Furchungsspindeln. Wiederum besitzt jede Spindel, deren Chromosomen sich jeweilen auf zwei Schnitte verteilen, die in den Teilfiguren a und b dargestellt sind, zwei Hakenpaare.

Tabelle IV. *Strongylocentrotus lividus.*

Nr.	Tochterplatte	Maße der zwei langen Haken I. Gesamtlänge	I. langer + kurzer Schenkel	II. Gesamtlänge	II. langer + kurzer Schenkel	Kleiner Haken Gesamtlänge	Kleiner Haken langer + kurzer Schenkel
			Furchungsspindel (Zucht A).				
1	A	12.25	8,25 + 4.0	12.25	8,75 + 3,5	9,5	6,0 + 3,5
	B	13,25	9,75 + 3,5	14,0	10,0 + 4,0	9,25	5,75 + 3,5
2	A	10.5	7,5 + 3,0	10,75	7.25 + 3,0		
	B	10,5	7.5 + 3,0	11,25	8.75 + 2,5		
3	A	10.0	7,5 + 2,5	10.5	7.75 + 2,75	7,0	4,0 + 3,0
	B	10,5	7,5 + 3,0	11,5	8,5 + 3,0	8,0	5,0 + 3,0
4	A	9,75	6,75 + 3,0	10,25	7,25 + 3,0		
5	A	9,75	6.75 + 3,0	10,75	7,25 + 3,5	8,0	5,0 + 3,0
	B	9,75	6,75 + 3,0	11,0	8,0 + 3,0	8,25	5,75 + 2,5
6	A	11,25	8.25 + 3,0	12,5	9,0 + 3,5		
	B	11.75	8,25 + 3,5	11,0	8,0 + 3,0		
7	A	10,0	7,0 + 3,0	10,0	7,0 + 3,0		
	B	10,0	7,0 + 3,0	10,0	7,0 + 3,0		
			Durchschnitt.				
		10,7	7,6 + 3,1	11,3	8,0 + 3.3	8,3	5,2 + 3,1
			Spindeln des 2-Zellenstadiums (Zucht A).				
8	1. Spindel A	10,5	7,0 + 3,5	11.75	7,5 + 4.25	8,0	4,5 + 3,5
	B	11,5	8,0 + 3,5	11.5	8,0 + 3,5	8,5	5,0 + 3,5
	2. Spindel A	10,5	7,5 + 3,0	11,5	8,5 + 3,0	7,75	4,25 + 3.5
	B	10,75	7,5 + 3.25	12,0	9,5 + 2,5	8,5	4,75 + 3,75
9	A	11,75	8,25 + 3,5	12,0	9,0 + 3,0		
	B	12.5	9,0 + 3,5	13,0	9,0 + 4,0		
10	A	10,5	7,0 + 3.5	11,0	8,0 + 3,0		
	B	11,0	8,0 + 3,0	11,25	8,25 + 3,0		
			Spindeln des 4-Zellenstadiums (Zucht B).				
11	A	14,25	10,75 + 3,5	15,5	11,0 + 4,5		
	B	14,25	10,75 + 3,5	15,5	11,5 + 4,5		
			Spindeln des 8-Zellenstadiums (Zucht B).				
12	A	11,5	8,5 + 3,0	14,25	10,75 + 3,5	9,0	6,0 + 3,0
	B	12,0	8,75 + 3,25	13,0	9,5 + 3,5	10,5	7,0 + 3,5
13	A	12,75	9,5 + 3.25	16,0	12,5 + 3,5		
	B	13,5	10.5 + 3,0	13,0	10,0 + 3,0		
			Spindeln des 16-Zellenstadiums (Zucht B).				
14	A	12.75	9.25 + 3.5	14.75	11.25 + 3,5		
	B	13,0	9,5 + 3,5	15,75	11,75 + 4.0		
15	A	14,5	10,5 + 4,0	16.75	13,25 + 3,5		
	B	15,0	11,5 + 3,5	14,5	10,5 + 4,0		
			Durchschnitt von 4-, 8- und 16-Zellenstadium.				
11-15		13,3	9,9 + 3,4	14,9	11,2 + 3,7		

Nicht immer ist die Orientierung der Haken so günstig, daß die beiden Schenkel von der Seite gesehen werden. Häufig decken sie sich für den Blick des Untersuchers, wie in Fig. 2 b. Man kann jedoch bei genauer Einstellung auch hier an den verdickten Enden des Elements die beiden Schenkel unterscheiden, und wenn auch eine Verwechslung eines solchen Elements mit zwei dicht aufeinanderliegenden, sich genau deckenden und ungleich langen, stäbchenförmigen Chromosomen möglich wäre, so bietet doch die genau symmetrische Anordnung der Haken in beiden Chromosomenplatten eine genügende Gewähr dafür, daß wir es hier tatsächlich mit hakenförmigen Elementen zu tun haben. So konnte ich wohl gelegentlich beobachten, daß in einer Tochterplatte zwei Chromosomen so dicht übereinanderlagen, daß dadurch ein Haken vorgetäuscht wurde; niemals aber wurde dann in der gegenüberliegenden Tochterplatte eine entsprechende Lagerung wahrgenommen.

Die Proportionen der beiden Schenkel sind ähnlich wie bei *Strongylocentrotus*.

Tabelle Va gibt die Belege, und zwar entsprechen die Nr. 1—7 den gleichbezeichneten Fällen in Tabelle II. Die Gesamtlängen der beiden Haken erreichen hier durchschnittlich nur 9,5 und 10,7 mm, bleiben also hinter denjenigen von *Strongylocentrotus* um ungefähr 1 mm zurück. Das Verhältnis der beiden Schenkel zueinander ist durchschnittlich 2,1 : 1 bei dem einen und 2,2 : 1 bei dem andern Haken, d. h. ungefähr $^2/_3 : ^1/_3$. Auch hierin gibt sich demnach eine geringe Differenz gegenüber *Strongylocentrotus* kund.

Ich komme nun auf einen wichtigen Punkt, die Anzahl der in Rede stehenden Haken, zu sprechen. Es ist klar, daß, wenn die Anzahl nicht einer bestimmten Gesetzmäßigkeit unterworfen wäre, wir auch in der Form nichts weiter als ein Spiel des Zufalls zu sehen hätten. Aber in der großen Zahl von Spindeln, die untersucht wurden, ergab sich als stets gleiches Resultat: die langen, hakenförmigen Chromosomen treten in jeder Tochterplatte der in Metaphase befindlichen Furchungsspindeln in der Zweizahl auf. Niemals wurden mehr gefunden. Zuweilen kommt es allerdings vor, wie in Nr. 1, 4 und 7 der Tabelle Va, daß eins der Elemente vom Mikrotommesser durchschnitten wird. In solchen Fällen ist aber immer noch an der Schnittfläche das hakenförmig gekrümmte oder verdickte Ende sichtbar. Ferner werden diese Fälle dadurch sichergestellt, daß bis auf die seltensten Ausnahmen der Haken der einen Tochterplatte unversehrt bleibt und daraus auf die Anwesen-

Tabelle Va. *Echinus microtuberculatus.*

Nr.	Tochterplatte	Gesamtlänge	langer + kurzer Schenkel	Gesamtlänge	langer + kurzer Schenkel
		Maße der beiden langen Haken			
		Erste Furchungsspindel.			
1	A	10,25	7,25 + 3,0	—	— [2]
	B	10,5	7,0 + 3.5	11,5	8,0 + 3,5
2	A	10,5	7,5 + 3,0	11,25	8,25 + 3,0
	B	10,0	6,5 + 3,5	12,0	8,5 + 3,5
3	A	8,0	5,5 + 2,5	8,75	6,25 + 2,5
	B	9,0	6,5 + 3,0	9,5	6,5 + 3,0
4[1]		9,75	6,75 + 3,0	—	— [2]
5	A	9,75	6.25 + 3,5	9,75	6,0 + 3,75
	B	9,25	6,25 + 3,0	11.0	8,0 + 3.0
6	A	8,75	5,0 + 3,75	11,0	7,25 + 3.75
	B	8,75	5.25 + 3,5	11,75	8,0 + 3,75
7	A	9,25	6.75 + 2,5	—	— [2]
	B	9,75	6,75 + 3,0	10,5	7,5 + 3,0
		Durchschnitt.			
		9,5	6,4 + 3,1	10,7	7,4 + 3,3
		Spindel des 2-Zellenstadiums.			
8	A	10,0	6,5 + 3,5	9,75	6,75 + 3,0
	B	9,75	6,75 + 3,0	10,5	7,5 + 3,0
		Bastarde: *Strong.* ♂ × *Echin.* ♀. Erste Furchungsspindeln.			
9	A	8,5	6.0 + 2,5	10.0	7,25 + 2,75
	B	8,75	6.0 + 2,75	10.75	7,75 + 3,0
10	A	10,75	7,5 + 3,25	10.75	7.0 + 3.75
	B	11,0	7.5 + 3.5	11,25	7,5 + 3,75

heit des verletzten Antagonisten geschlossen werden darf. Ich habe mit Berücksichtigung des Gesagten unter mehreren hundert auf die Haken untersuchten Mitosen keine Ausnahme gefunden. Auch gelten die Beobachtungen für verschiedene Zuchten. Mir standen deren vier von *Echinus microtuberculatus* und vier von *Strongylocentrotus* zur Verfügung. Überall hatte die Untersuchung das gleiche Ergebnis, so daß das oben mitgeteilte Resultat für die beiden Species als

[1] Hier wurde nur die eine Chromosomenplatte gemessen.
[2] Vgl. Seite 569.

sicher betrachtet werden darf und die Hakenform der beiden Elemente als typisch und durchaus konstant anzusehen ist.

Es gibt — bis auf eine weiter unten zu besprechende Ausnahme bei *Strongylocentrotus*-Eiern — in der Furchungsspindel keine andern Chromosomen, welche mit den in Rede stehenden Haken verwechselt werden könnten. Wir finden öfters, besonders bei den langen stäbchenförmigen Elementen von *Echinus*, von denen im vorigen Abschnitt die Rede war, gewisse Biegungen an dem nach dem Pol zu liegenden Ende, wie sie z. B. in Fig. 2 a, 3 b vorhanden sind. Stets ist aber nur das äußerste Ende abgekrümmt, niemals kommt es dabei zu einer parallelen Lagerung beider Teile des Chromosomas, wie es bei den Haken der Fall ist. Eine Verwechslung dieser stäbchenförmigen Elemente mit Haken ist ganz ausgeschlossen, sofern die Spindel günstig orientiert ist und die Chromosomen regelmäßig liegen.

B. Spindeln der weiteren Furchungsstadien.

Von den weiteren Furchungsschritten konnte ich bei *Strongylocentrotus* sämtliche Stadien bis zum Übergang vom 16- zum 32-Zellenstadium untersuchen, während ich bei *Echinus* auf die Beobachtung einiger 2-Zellenstadien beschränkt war.

Das Ergebnis möge vorweggenommen werden: In den Spindeln aller dieser Stadien sind im typischen Falle während der Metaphase zwei Hakenpaare vorhanden, welche den in der ersten Furchungsspindel auftretenden Elementen durchaus entsprechen.

Ich beginne mit einem 2-Zellenstadium von *Strongylocentrotus*. In Fig. 4 ist die Spindel der einen Blastomere dargestellt. Die Chromosomen verteilen sich auf drei Schnitte, welche in den Fig. 4 a—c wiedergegeben werden. Die Haken befinden sich zugleich mit der Mehrzahl der Chromosomen in dem mittleren Schnitt, und zwar ist das Hakenpaar links von der Breitseite mit beiden Schenkeln gut sichtbar, während die Schenkel der Haken rechts sich für den Beschauer decken und daher nur bei verschiedener Einstellung erkannt werden können. Die Spindel der andern Blastomere ist nicht abgebildet, zeigt jedoch in genau gleicher Weise die beiden Haken in jeder Tochterplatte (vgl. Fig. 12: Ein 2-Zellenstadium, dessen beide Spindeln in Fig. 12 a—b und c—d wiedergegeben sind. In jeder Spindel sind zwei lange Hakenpaare). In 29 2-Zellenstadien, deren Orientierung zur Schnittebene so günstig war, daß beide Spindeln untersucht werden konnten, war durchweg zu beobachten, daß die

Haken in jeder Blastomere in der Zweizahl, genau wie in der Furchungsspindel, erscheinen. Auch in den zahlreichen Keimen, in denen nur die Spindel der einen Blastomere geprüft werden konnte, waren immer zwei Hakenpaare vorhanden.

Die Längenmaße für drei Fälle aus der Zucht A sind in Tabelle IV verzeichnet unter Nr. 8—10. Die Übereinstimmung mit den Ergebnissen der ungeteilten Eier tritt sofort hervor. Sowohl die Gesamtlänge als auch das Verhältnis der Schenkellängen hat kaum eine Änderung erfahren. Nr. 8 gibt die Maße für die Hakenelemente beider Spindeln und zeigt, daß die beiden Blastomeren in unsrer Frage das gleiche Ergebnis liefern.

Das 4-Zellenstadium ist in Fig. 5a und b abgebildet. Beide Hakenpaare fallen auf den Fig. 5a entsprechenden Schnitt, während in Fig. 5b nur stäbchenförmige Elemente enthalten sind.

Das 8-Zellenstadium repräsentiert Fig. 6a und b. In jedem der beiden Schnitte liegt ein Hakenpaar.

Das 16-Zellenstadium endlich zeigt in Fig. 7a und b jeweilen ein Hakenpaar. In diesem Stadium sind die Chromosomen, welche in den früheren Stadien relativ locker lagen, schon sehr eng zusammengedrängt. Daher wurde, um doch alle Elemente (es wurden 38 und 37 gezählt) einzeichnen zu können, nur die Länge der Chromosomen genau wiedergegeben, die Dicke aber verringert. Dadurch wurde erreicht, daß sich die Chromosomen nicht allzu stark zudecken. Ferner mußten, um alle Chromosomen und besonders auch die Haken zur Anschauung zu bringen, zuweilen einzelne Elemente nach der Seite verschoben werden. Immerhin sei bemerkt, daß das Hakenpaar in Fig. 7*a* auch in Wirklichkeit so weit von den übrigen Chromosomen entfernt liegt. Die gegenseitige Lage der Haken wurde vollständig naturgetreu gezeichnet.

Der Nachweis beider Haken ist in Anbetracht der engen Lagerung der Chromosomen im 16-Zellenstadium schon ziemlich schwierig, oft überhaupt nicht mehr möglich. Immerhin gelang es in einigen Fällen des 16-Zellenstadiums und mit größerer Häufigkeit und Leichtigkeit in solchen des 8-Zellenstadiums, die beiden Haken in mehreren Zellen desselben Keimes aufzufinden. Freilich war es infolge der verschiedenen Orientierung der Spindeln in den einzelnen Zellen der genannten Stadien niemals möglich, die in Rede stehenden Elemente in allen Spindeln eines Keimes nachzuweisen. Doch kann das Vorkommen derselben in allen Zellen der untersuchten Stadien kaum bezweifelt werden. Eine Untersuchung mit besonderer Rück-

sicht auf den Chromosomenbestand der Mikromeren wurde nicht ausgeführt.

Weitere Stadien standen mir nicht zur Verfügung. Überdies ist zu vermuten, daß die gedrängte Lagerung der Chromosomen der genauen Untersuchung in den späteren Stadien große Schwierigkeiten entgegenstellen wird.

Was die Längenmaße der Haken anbetrifft, so ist vor allem zu betonen, daß wir es bei dem 4-, 8- und 16-Zellenstadium mit Keimen einer andern Zucht (B) zu tun haben, daß also die sich hier ergebenden Resultate mit denjenigen der ungeteilten Eier und des 2-Zellenstadiums (Zucht A) nicht direkt vergleichbar sind. Da diese Frage schon im ersten Abschnitt behandelt wurde, kann ich mich hier kurz fassen. Es wurde dort auf den eigentümlichen Längenzuwachs hingewiesen, welcher vom 2- zum 4-Zellenstadium eintritt, und welcher allem Anschein nach alle Chromosomen betrifft. Hier sei nun noch auf die speziellen Verhältnisse der Haken eingegangen. Die Gesamtlänge der Haken in der Furchungsspindel ist im Mittel 11,4 (= 7,9 + 3,5) und 11,9 (= 8,4 + 3,5) mm, im 2-Zellenstadium 11,4 (= 8,1 + 3,3) und 12,2 (= 8,8 + 3,4) mm. Die Mittelwerte aus beiden Stadien sind also: 11,4 und 12,1. Vergleichen wir damit die mittleren Maße, welche sich an Hand der Tabelle IV für das 4-, 8- und 16-Zellenstadium berechnen lassen, so stehen sich gegenüber

Bis zum 2-Zellenstadium:	11,4
	12,1
Nach dem 2-Zellenstadium:	13,3 (= 9,9 + 3,4)
	14,9 (= 11,2 + 3,7).

Daraus ist ersichtlich, daß, ganz entsprechend dem Verhalten der übrigen Chromosomen, eine beträchtliche Längenzunahme der Haken stattfindet. Diese kommt jedoch, wie die Tabelle zeigt, fast vollständig auf Rechnung des langen Schenkels.

Wir können alle Beobachtungen dahin zusammenfassen, daß sich während der Entwicklung des Eies von *Strongylocentrotus* während der Metaphase jedes Furchungsstadiums bis zum 32 zelligen Keim stets zwei in ihrer Form und Größe konstante hakenförmige Chromosomen nachweisen lassen.

Kehren wir nun noch zu den Verhältnissen, welche bei den Chromosomen von *Echinus* bestehen, zurück. Wir konnten in der Furchungsspindel dieser Species wie bei *Strongylocentrotus* zwei lange,

hakenförmige, außerdem aber noch zwei lange, stäbchenförmige Elemente nachweisen. Als eine weitere, für *Echinus* charakteristische Chromosomenform kommen nun noch zwei kurze, hufeisenförmig gekrümmte Elemente hinzu. Wir sehen sie in Fig. 3 a und b, und zwar in jeder Teilfigur ein Paar. Stets ist die Öffnung des Hufeisens dem Äquator, der Bügel dagegen dem Pol der Spindel zugewendet. Ein Vergleich mit *Strongylocentrotus* (Fig. 1) ergibt sogleich, daß diese Form nur *Echinus* zukommt.

Nicht immer sind die Präparate so klar wie dasjenige, welches Fig. 3 zugrunde liegt. In vielen Fällen sind infolge geringerer Differenzierung des Eisenlackes die beiden Schenkel nicht gesondert zu erkennen. Das ganze Chromosoma stellt dann im günstigeren Falle einen rundlichen Körper dar, in welchem sich die beiden Schenkel nur unklar durch dunklere Färbung abheben, oder in weniger günstigen Verhältnissen einen einheitlich schwarzen Körper, bei dem höchstens an der dem Äquator zugewandten Seite eine Einbuchtung noch andeutet, daß wir es mit zwei getrennten Schenkeln zu tun haben. Wenn uns das Chromosoma seine Breitseite zuwendet, so ist es an der Breite, welche ungefähr das Doppelte der gewöhnlichen Chromosomendicke beträgt, sofort kenntlich. Aber auch, wenn wir es von der Schmalseite sehen (Fig. 2b), übertrifft es an Dicke noch die gewöhnlichen Chromosomenstäbchen, wahrscheinlich lediglich deshalb, weil niemals die Deckung der beiden Schenkel eine vollkommene ist. Daß solche kugelige Körper wirklich in dieser Weise gedeutet werden müssen, geht daraus hervor, daß zuweilen der eine Partner eines Paares die typische Hufeisenform mit gut erkennbaren Schenkeln sehen läßt, der Antagonist aber einen kugeligen, nicht differenzierten Körper darstellt.

Es kann vielleicht daran gedacht werden, daß diese hufeisenförmigen Elemente nur Abschnitte — es handelt sich ja stets um Schnittserien — von langen Haken oder von den oben besprochenen langen stäbchenförmigen Chromosomen, welche an ihrem Ende öfter gekrümmt oder verdickt sind, darstellen. Demgegenüber ist zu betonen, daß sich neben den in Rede stehenden kurzen Elementen in allen Spindeln die oben behandelten hakenförmigen und langen stäbchenförmigen Chromosomen nachweisen ließen. Ferner wurde sorgfältig festgestellt, daß die Hufeisen typischer Ausbildung sehr oft im Innern und nicht an der Fläche des Schnittes liegen, wo also von Abschnitten andrer Chromosomen nicht die Rede sein kann. Endlich zeigt uns auch hier wieder die symmetrische Lagerung der Hufeisen-

chromosomen in beiden Platten, daß es sich um typische und nicht um zufällige Vorkommnisse handelt. Über die Längenmaße der hier behandelten Elemente gibt uns Tabelle Vb Aufschluß, und zwar stehen auch hier, wie bei den Haken, links jeweilen die Gesamtlängen, rechts, durch ein Pluszeichen verbunden, die Längen der einzelnen Schenkel. Auf große Genauigkeit dürfen allerdings diese Angaben keinen Anspruch machen, da die Dimensionen sehr gering sind und überdies in Fällen, wo das Chromosoma von der Schmalseite gesehen wird, eine genaue Messung beider Schenkel fast unmöglich ist. Die Gesamtlänge schwankt zwischen 4,0 und 5,5 mm; sie beträgt im Durchschnitt 4,6 bis 4,9 mm. Die Schenkel sind annähernd gleich und durchschnittlich 2,5 mm lang. Zuweilen kommt es aber auch vor, daß die Schenkel ungleich sind, wodurch das Chromosoma die Gestalt eines ganz kleinen Hakens erhält.

Die Feststellung der Zahl, in der die Hufeisenelemente auftreten, wird leider dadurch etwas schwierig gestaltet, daß allem Anschein nach zu den regulären zwei Chromosomen jeder Tochterplatte, wie sie in Fig. 3 dargestellt sind, in einem Teil der Eier ein drittes, ganz ähnlich oder gleich gestaltetes hinzukommt. In zirka 30 Fällen, deren einen die genannte Figur repräsentiert, waren nur zwei Hufeisenchromosomen aufzufinden. Nr. 1, 3 bis 6 in Tabelle Vb gehören diesem Typus an. In andern Fällen aber, wie in Fig. 2 (Tafel XXXVII) und Nr. 2 und 7 der Tabelle, sind in jeder Tochterplatte drei der in Rede stehenden Elemente vorhanden. Mehr als drei oder weniger als zwei wurden niemals gefunden. In Fig. 2 befinden sich alle drei Paare in der Teilfigur 2*b*. Zwei Paare, in der Mitte der Platte, sind von der Schmalseite gesehen; das dritte liegt an der linken Peripherie der Platte und zeigt Schenkel von ungleicher Länge. In andern Fällen waren alle drei Chromosomen von typischer Hufeisengestalt mit fast gleichlangen Schenkeln und ohne Schwierigkeit erkennbar.

Es ist nicht wahrscheinlich, daß das nur in einem Teil der Eier vorkommende hufeisenförmige Chromosoma dieselbe Bedeutung besitzt wie die beiden andern, die in allen Eiern vorhanden sind und offenbar zusammen gehören. Diese beiden paarigen Elemente müssen vielmehr von dem unpaaren Chromosoma streng unterschieden werden.

Ich komme, da diese Verhältnisse für die Theorie von der qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen von besonderem Interesse sind, an andrer Stelle noch darauf zurück. Hier sei nur dies hervorgehoben, daß wir, wenigstens in einem Teil der Eier von *Echinus*

Tabelle Vb[1]. *Echinus microtuberculatus.*

Nr.	Tochterplatte	Maße der hufeisenförmigen Elemente: Gesamtlänge	Schenkellängen	Gesamtlänge	Schenkellängen	unpaares hufeisenförmiges Element: Gesamtlänge	Schenkellängen
			Erste Furchungsspindel.				
1	A	4,0	2,5 + 1,5	4,75	2,75 + 2,0		
	B	4,0	2,5 + 1,5	5,0	2,5 + 2,5		
2	A	5,0	2,5 + 2,5	5,0	3,5 + 1,5	5,5	3,0 + 2,5
	B	5,0	2,5 + 2,5	5,5	3,5 + 2,0	6,0	3,0 + 3,0
3	A	4,5	2,5 + 2,0	5,0	2,5 + 2,5		
	B	4,5	2,5 + 2,0	5,0	2,5 + 2,5		
4		4,5	2,5 + 2,0	4,5	2,5 + 2,0		
5	A	4,5	2,5 + 2,0	5,0	2,5 + 2,5		
	B	4,5	2,5 + 2,0	5,0	2,5 + 2,5		
6	A	5,0	2,5 + 2,5	5,0	2,5 + 2,5		
	B	5,0	2,5 + 2,5	—	—		
7	A	4,0	2,5 + 1,5	4,5	2,5 + 2,0	5,0	2,5 + 2,5
	B	5,0	2,5 + 2,5	4,5	2,5 + 2,0	5,0	2,5 + 2,5
			Durchschnitt.				
		4,6	2,5 + 2,1	4,9	2,7 + 2,2		
			Spindel des 2-Zellenstadiums.				
8	A	5,0	2,5 + 2,5	5,25	2,75 + 2,5		
	B	4,0	2,0 + 2,0	5,0	2,5 + 2,5		
			Bastarde: *Strong.* ♂ × *Echin.* ♀. Erste Furchungsspindeln.				
9	A	5,0	2,5 + 2,5				
	B	5,0	2,5 + 2,5				
10	A	4,5	3,0 + 1,5			5,0	3,0 + 2,0
	B	5,25	2,75 + 2,5			5,0	2,5 + 2,5

microtuberculatus, in gleicher Weise wie für die langen Haken und die langen stäbchenförmigen Elemente auch für die hufeisenförmigen Chromosomen ein doppeltes Vorkommen beobachten konnten, und ferner, daß wir auch bei *Strongylocentrotus* Verhältnisse finden werden, welche dem Vorkommen des unpaaren dritten Hufeisenchromosoms allem Anschein nach an die Seite zu stellen sind. Wir sind auch, nachdem wir das paarige Vorkommen einer Anzahl von Chromosomen

[1] Die Maße beziehen sich auf die gleichen Eier wie diejenigen von Tabelle Va.

direkt feststellen konnten, wohl berechtigt, das gleiche bei allen stäbchenförmigen Chromosomen anzunehmen, wenn auch unsre Tabellen II, IIIa und IIIb dafür nur geringe Anhaltspunkte bieten. Ich halte es für kaum zweifelhaft, daß jedem Stäbchenchromosoma ein zweites von ungefähr gleicher Länge entspricht, und wenn diese Paarigkeit in den Tabellen nicht zum Ausdruck kommt, ausgenommen etwa in der Kolonne der kürzesten Chromosomen, wo die Zahlen vorwiegend gerade sind, so liegt dies daran, daß die Längendifferenzen von Paar zu Paar äußerst gering sind und eine Scheidung der einzelnen Paare deshalb unmöglich ist (vgl. dagegen ERDMANN, 1908).

Von älteren Furchungsstadien von *Echinus* konnte ich nur das 2-Zellenstadium untersuchen. Wie vorauszusehen, finden wir hier wieder in jeder Tochterplatte zwei hufeisenförmige Elemente, wie dies in Fig. 8 dargestellt ist. Da die Chromosomen hier außerordentlich stark gedrängt sind, mußten sie, um die Übersicht über die Figur nicht unmöglich zu machen, etwas dünner gezeichnet werden, als sie im Präparate erscheinen. Die Zählung der Chromosomen führte zu keinem sicheren Resultat. In der oberen Platte ließen sich nur 33, in der unteren 34 Elemente nachweisen. Sehr wahrscheinlich aber müssen wir auch hier 36 als richtigen Wert annehmen. Außerdem finden sich die beiden langen Haken genau wie in der Furchungsspindel; ich konnte sie wiederholt in den Spindeln beider Blastomeren nachweisen. In Tabelle Va und b, Nr. 8 sind die Maße der Haken- und Hufeisenchromosomen für eine Spindel des 2-Zellenstadiums eingetragen. Sie entsprechen, obgleich wir es mit einer andern Zucht[1]) zu tun haben, durchaus denjenigen der Furchungsspindel, wie wir es für die Gesamtlänge aller Chromosomen dieses Eies, Tabelle II (Nr. 8), schon im ersten Abschnitt festgestellt haben.

Überblicken wir die Gesamtheit dieser Beobachtungen, so haben wir damit, wie wohl zuzugeben ist, und entsprechend dem schon von BOVERI (1904, S. 57; 1907) Hervorgehobenen, für die Theorie von der Verschiedenheit der Chromosomen eine gute Stütze. Die morphologischen Verschiedenheiten der Chromosomen des Seeigels leiten zu ganz gleichen Schlüssen wie die Verschiedenheiten bei zahlreichen Insekten, bei Mollusken und Annelliden. Besonders den Befunden an Insekten — ich nenne nur MONTGOMERY (1901), SUTTON (1902), WILSON

[1]) Dieselbe stammt aus Triest, während das übrige Material in Neapel gezüchtet wurde.

(1906 u. a. O.) — gegenüber ist aber hervorzuheben, daß wir es hier nicht nur mit rein quantitativen, sondern auch mit charakteristischen Unterschieden in der Form zu tun haben. Wenn also von Driesch (1905, S. 627) die morphologischen Tatsachen, welche zugunsten der Boverischen Theorie sprechen, noch für recht dürftig gehalten werden, so wird immerhin zuzugeben sein, daß in dieser Hinsicht eine Lücke ausgefüllt ist, da gerade für das Seeigelei, an dem Boveris Experimente ausgeführt wurden, die Forderung sichtbarer, morphologischer Unterschiede, welche Driesch vermißt, befriedigt wird.

III. Über die Entstehungsweise der Haken- und Hufeisenform.

Wir finden in Äquatorialplatten sowohl von Furchungsspindeln als auch von Spindeln des 2-Zellenstadiums vor der Spaltung der Chromosomen nur stäbchenförmige, gerade oder leicht gebogene, niemals aber charakteristisch hakenförmig gekrümmte Elemente, wie sie der Metaphase der Spindel das besondere Gepräge geben. Es unterliegt keinem Zweifel, daß in der Äquatorialplatte der Furchungsspindel vor der Spaltung der Chromosomen die Hakenform unsrer zwei Elemente noch nicht ausgebildet ist. Wie bekannt, setzen die Radien der Sphären im Seeigelei am einen Ende der Chromosomen an. Wenn zu Beginn der Metaphase die Sphären auseinandergezogen werden, so entsteht zuerst eine <-förmige Figur, deren Winkel erst spitz ist, im Verlauf des Prozesses aber immer gestreckter wird, bis schließlich die beiden Spalthälften beinahe oder ganz in einer geraden Linie liegen und nur noch mit dem äußersten Ende zusammenhängen. So ist es in Fig. 7*b* bei dem langen Paar stäbchenförmiger Chromosomen auf der rechten Seite der Chromosomenplatte und in noch weiteren Stadien in Fig. 2*a*, 6*b* und 5*a* zu sehen. Durchsuchen wir nun die Äquatorialplatte der noch ungespaltenen Chromosomen, an denen aber bereits der Ansatz der Radien zu erkennen ist, so finden wir neben den Elementen mit dem eben beschriebenen endständigen Ansatz auch solche, bei denen die Radien nicht am Ende, sondern an einer mittleren Stelle, bei *Echinus* ungefähr zwischen dem ersten und zweiten Drittel, bei *Strongylocentrotus* zwischen dem ersten und zweiten Viertel der ganzen Länge anheften. Fig. 9*b* — der Äquatorialplatte eines Tetrasters von *Strongylocentrotus* entnommen — stellt diese Anheftungsweise dar, während Fig. 9*a* den gewöhnlichen endständigen Ansatz der Radien

an einem Chromosoma desselben Eies zeigt. Der weitere Vorgang gestaltet sich folgendermaßen:

Die Trennung der beiden Chromosomenhälften tritt zuerst zwischen den beiden Ansatzpunkten der Fibrillen ein und schreitet dann nach beiden Seiten gegen die Enden des Chromosomas vor. In dieser Phase sind also die mittleren Teile schon auseinandergezogen worden, während die den Enden näheren Partien noch verbunden sind. Dann lösen sich — auch dieses Stadium wurde in den Präparaten gefunden — zuerst die Enden des kürzeren Abschnittes voneinander los, während diejenigen des längeren Chromosomenteils noch auf eine kürzere oder längere Strecke zusammenhängen. Wir erhalten also nicht die bekannte $<$-Form, sondern eine Spaltungsfigur, wie sie in Fig. 9*c* aus einer ersten Furchungsspindel von *Strongylocentrotus* dargestellt ist. Die weiteren Stadien können wir in den Fig. 2*a* und 7*b* verfolgen. Die zwei Teile des Chromosomas, welche durch den Fibrillenansatz geschieden werden, entsprechen, wie es aus dieser Darstellung hervorgeht, den beiden Schenkeln des Hakens, die sich im Verlauf der Spaltung des Elements parallel nebeneinanderlegen. Der Ansatz ist stets so, daß die beiden Chromosomenteile ungleiche Länge bekommen. Genaue Messungen konnten, da die Chromosomen meistens schwach gebogen und überdies klare Fälle verhältnismäßig selten sind, an noch ungespaltenen Elementen nicht angestellt werden. Nur in zwei Fällen glaubte ich als Verhältnis der Längen beider Chromosomenteile

9,5 : 3,5 und
7,5 : 3,9

feststellen zu können. Ganz ähnliche Proportionen trafen wir bei Tabelle IV (vgl. Nr. 1 u. 2). Das Material ist beide Male das gleiche. Bei Betrachtung dieser Übereinstimmung sowie der Tatsache, daß sich zwischen dem ungespaltenen, nur durch den mittelständigen Fibrillenansatz charakterisierten Mutterchromosoma und dem Paar von fertigen, hakenförmigen Tocherchromosomen eine Reihe von beobachteten Übergangsstadien einschalten lassen, kommen wir zu dem Ergebnis, daß die Hakenform auf den in Rede stehenden Radienansatz zurückzuführen ist. Sie ist lediglich als Resultat der mechanischen Verhältnisse anzusehen. Wir können sie demnach nur als sekundäres Charakteristikum gelten lassen. Primär unterscheiden sich die in Rede stehenden Chromosomen von den andern stäbchenförmigen Elementen nur durch die Ansatzstelle der Radien. Wir werden

kaum fehlgehen, wenn wir diese Erscheinung mit einer Verschiedenheit in der Struktur der Chromosomen in ursächlichen Zusammenhang bringen. Es sind, nach Boveri, eben »Strukturverhältnisse der Chromosomen, durch welche ihre Verknüpfung mit den sie dirigierenden Spindelfasern vermittelt wird« (1904, S. 23). Vielleicht dürfen wir an ein verschiedenes Verhalten der Chromomeren denken. Leider aber kommen wir über diese Vermutung nicht hinaus.

Die beschriebene Entstehungsweise wurde nicht nur bei der ersten Furchungsspindel, sondern auch in den Spindeln von 2-Zellenstadien beobachtet. Analog dem 2-Zellenstadium wird auch den späteren, hier beschriebenen Stadien die gleiche Entstehungsweise der Haken zukommen.

Über das zahlenmäßige Vorkommen der in Rede stehenden Chromosomen in der Äquatorialplatte kann ich nur wenige Mitteilungen machen. Es ist nicht schwierig, die Zahl der Haken in den Tochterplatten festzustellen. Der Radienansatz der Chromosomen aber, deren Tochterelemente in der Folge zu Haken werden, war in Äquatorialplatten mit dichtgedrängten Chromosomen nur schwer und selten zu beobachten. Eine Zählung der hier in Frage kommenden Elemente war ausgeschlossen. Nach allem soeben Mitgeteilten ist jedoch kein Zweifel möglich, daß in der Äquatorialplatte typischer zweipoliger Spindeln zwei lange Elemente mit mittelständigem Radienansatz vorhanden sind.

Günstiger liegen die Dinge in den mehrpoligen Figuren, speziell bei den Tetrastern, von denen ich eine größere Zahl im *Strongylocentrotus*-Material vorfand und untersuchte. Es steht wohl außer Zweifel, daß die mechanischen, für uns in Frage kommenden Verhältnisse bei der Spaltung der Chromosomen für den Tetraster und die typische Furchungsspindel identisch sind, da sich der Tetraster lediglich aus mehreren zweipoligen Spindeln zusammensetzt und jedes Chromosoma nur mit zwei Sphären in Beziehung tritt. Während aber in der typischen Furchungsspindel 36 Chromosomen zu einer Platte vereinigt sind, verteilen sich die im dispermen Ei vorhandenen 54 Elemente im Tetraster auf vier oder fünf Äquatorialplatten und liegen deshalb weit lockerer. Die Spaltungsfiguren (Fig. 9*a* und *b*) sind hier klarer, eine Zählung der Elemente mit mittelständigem Radienansatz war in einem Fall möglich und ergab, daß im dispermen Tetraster drei der in Frage stehenden Chromosomen vorhanden sind. Ich werde die dispermen Figuren weiter unten eingehender besprechen. Hier sei

nur soviel erwähnt, daß in den Tetrastern, deren Spindeln sich in Metaphase befinden, drei Hakenpaare festgestellt werden können. Es stimmt also die Zahl der durch mittelständigen Radienansatz gekennzeichneten Chromosomen der Äquatorialplatte mit der Zahl von Hakenpaaren überein. Ich halte es damit für bewiesen, daß die fraglichen Chromosomen der Äquatorialplatte die Mutterelemente der Haken darstellen.

Wenn wir nach den Ausführungen über die Entstehung der Haken, welche für *Strongylocentrotus* und *Echinus* in gleicher Weise gilt, nun an die Frage nach der Entstehung der für *Echinus* charakteristischen hufeisenförmigen Elemente herantreten, so ist schon von vornherein die gleiche Entstehungweise wahrscheinlich. Die Beobachtungen bringen dafür die Bestätigung. In Fig. 10 ist eine Spaltungsfigur aus einer Furchungsspindel für *Echinus* abgebildet. Da sie nicht an der Schnittfläche liegt, kann sie nicht als Abschnitt der Spaltungsfigur eines Hakens gedeutet werden. Außerdem wird eine solche Auffassung dadurch widerlegt, daß sich in der gleichen Äquatorialplatte zwei Formen finden, welche als Spaltungsbilder der beiden Haken aufgefaßt werden müssen.

Ich habe schon erwähnt, daß die stäbchenförmigen Elemente an dem nach dem Pol zugewendeten Ende zuweilen gekrümmt sind, wie es unter andern in Fig. 2*a* an den längsten Chromosomenstäbchen zu sehen ist. Im Stadium der Äquatorialplatte werden zuweilen Chromosomen mit nicht ganz endständiger Anheftung der Radien gefunden. Man darf wohl die genannten Krümmungen auf diese Ansätze zurückführen.

Es ist wohl kaum notwendig hervorzuheben, daß die Art der Spaltung und die Ausbildung der Hakenform zugunsten einer Theorie spricht, welche die von den Sphären ausgehenden Kräfte als Zugkräfte betrachtet und in den Radien das Mittel zur Ausübung des Zuges sieht.

Wir können die Anschauungen, die Boveri (1888b) an *Ascaris* entwickelt hat, auch hier in gewissem Umfange anwenden, obgleich *Ascaris* ein in dieser Hinsicht wohl spezialisierteres Objekt darstellt. Es werden »direkt nur jene Abschnitte der Tochterelemente bewegt, ..., an welche Spindelfasern festgeheftet sind, während die übrigen Abschnitte nachgezogen und, falls sie mit denen der andern Seite noch in Zusammenhang stehen, gedehnt werden« (loc. cit. S. 125). Dasselbe hat Boveri an den Spindeln von *Pterotrachea* (1890, S. 10 ff) beobachtet, wo die Verhältnisse dadurch denjenigen der Echiniden

noch besonders ähnlich sind, daß die Chromosomen die Gestalt kurzer Stäbchen besitzen, an deren einem Ende die Radien ansetzen.

Wie stehen nun unsre Beobachtungen zu den magneto-elektrischen Theorien? Diese Anschauungen erscheinen für die Echiniden vielleicht deshalb plausibler als bei *Ascaris*, weil die Radien der Seeigelsphären nicht wie bei *Ascaris* eine spezifisch fadenartige Ausbildung besitzen und weil sich die an den Chromosomen ansetzenden Radien nicht von den übrigen unterscheiden. Mir scheint aber eine dermaßen auf einen Punkt spezialisierte Radienanheftung, wie wir sie gefunden haben, mit der Annahme magnetischer oder elektrischer Kräfte schwer vereinbar.

Anhangsweise möchte ich hier noch einige Beobachtungen an Echinidenmonastern anführen, welche für den vorliegenden Gegenstand von Interesse sind, deren eingehendere Besprechung ich aber auf eine spätere Arbeit verschieben will. Bekanntlich treten im Eimaterial, welches nach der Befruchtung geschüttelt wird, neben normalen zweipoligen Mitosen auch Monaster auf, dadurch entstanden, daß das mit dem Spermakern eingeführte Centrosom ungeteilt bleibt, also nicht zur Entwicklung zweier, sondern nur einer Sphäre führt. Entsprechend den beiden Vorkernen sind 36 Chromosomen vorhanden, deren Spaltung in ähnlicher Weise stattfindet wie in den zweipoligen Spindeln (vgl. M. Boveri, 1903; Baltzer, 1908, Fig. 22). Auch hier finden sich Chromosomen mit mittelständiger Radienanheftung. Obgleich aber diese Elemente nur mit einer Sphäre in Verbindung stehen, sind, wie in den zweipoligen Spindeln (Fig. 9*b*), stets zwei deutliche, zipfelförmige Radienansätze vorhanden, der eine gegen das Zentrum, der andre gegen die Peripherie der Sphäre gerichtet. Demgemäß bildet sich bei beiden Spalthälften in weiter vorgeschrittenen Stadien eine zuweilen allerdings unregelmäßige Hakenform aus. So haben sich Präparate gefunden, welche denjenigen der zweipoligen Spindeln, in Fig. 9*c* dargestellten, durchaus entsprechen. Ich möchte darauf hinweisen, daß die Beobachtungen an den Monastern unsre an Spindeln gemachten Erfahrungen in einer Beziehung ergänzen. In den zweipoligen Figuren liegen die Chromosomen der Äquatorialplatte auch in günstigen Fällen enge beieinander. Deshalb wäre noch der Einwand möglich, daß die oben beschriebenen Spaltungsfiguren dadurch vorgetäuscht werden, daß zwei kürzere stäbchenförmige Chromosomen mit endständigem Radienansatz sich mit den von Radien besetzten

Enden berühren. Dadurch könnte der Eindruck eines einheitlichen Elementes mit mittelständigem Radienansatz erweckt werden. Dieser Einwand ist bei den Monastern auszuschließen, weil hier infolge der Tendenz der Chromosomen, sich weit voneinander zu entfernen, eine Häufung der Elemente nie eintreten kann.

IV. Über die Beziehung der Hakenchromosomen zu den Vorkernen.

Schon seit längerer Zeit ist bekannt, daß sich die Chromosomen der Furchungsspindeln in den Eiern zahlreicher Tiere in zwei einander entsprechende Serien gruppieren lassen, deren eine die Elemente des Spermakerns, die andre die Elemente des Eikerns enthält. Für die Seeigel berichtet Boveri (1890, S. 59): »Die vom Spermakern zur ersten Furchungsspindel gelieferten väterlichen Chromosomen stimmen in Zahl, Größe, Form und sichtbarer Struktur mit den aus dem Eikern stammenden mütterlichen Elementen überein.« Es bleibt uns also hier noch übrig, diese Angaben näher zu spezialisieren und vom Standpunkt der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen, welcher von Boveri damals noch nicht eingenommen wurde, zu beleuchten.

Da wir unter den 36 Elementen der Äquatorialplatte in den Furchungsspindeln unsrer beiden zur Untersuchung verwendeten Echinidenspecies nur zwei haben, welche bei der Spaltung die langen, hakenförmigen Chromosomen liefern, so müssen wir schon von vornherein vermuten, daß sich das eine von ihnen aus dem Spermakern, das andre aus dem Eikern herleitet.

Daß diese Annahme richtig ist, wird dadurch bewiesen, daß wir in Spindeln, welche lediglich die Chromosomen des Spermakernes oder nur diejenigen des Eikernes enthalten, jeweilen nur einen Haken in jeder Tochterplatte finden.

Wenn die Eier vor der Befruchtung geschüttelt werden, so entstehen kernlose Eifragmente, welche, wenn Sperma zugesetzt wird, in gleicher Weise wie normale Eier befruchtet werden. O. und R. Hertwig, welche dieses Experiment zuerst vornahmen (1887, S. 107), konnten weiter feststellen, daß in den befruchteten, kernlosen Eifragmenten von den Spermakernen Spindeln gebildet werden. Boveri hat ferner beobachtet (1889, S. 75; 1895), daß sich aus den normal befruchteten kernlosen Eifragmenten normale Zwerglarven ausbilden. Es ist klar, daß diese Eifragmente mit Spermakernspindeln zur Untersuchung unsrer Frage geeignet sind. Professor M. M. Metcalf

hat in liebenswürdiger Weise während eines Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Neapel für mich eine solche Zucht von *Echinus microtuberculatus* angelegt. Die in Metaphase stehende Spindel eines Eifragmentes aus diesem Material ist in Fig. 13 (Taf. XXXVIII) abgebildet. Jede Tochterplatte besteht aus 18 Chromosomen, worunter eines die typische Hakenform erkennen läßt. Ferner sehen wir in jeder Platte ein kurzes, hufeisenförmiges und — am rechten Rand der Spindel — ein langes, stäbchenförmiges Element. Beide entsprechen so gut wie sicher dem einen der in der Furchungsspindel von *Echinus* paarig auftretenden Chromosomen dieser Form.

Außer diesem Fragment befand sich in dem Material noch ein weiteres, dessen Untersuchung aber nur ein zweifelhaftes Resultat erzielte.

Ein sicheres Ergebnis lieferte dagegen ein doppelbefruchtetes Ei von *Strongylocentrotus*, in dem sich das Material des einen Spermakernes gesondert entwickelt hatte (Textfig. 24, S. 618). Ich werde später noch darauf zurückkommen. Hier nur soviel, daß auch diese Spindel ein Hakenpaar enthielt.

Ich glaube, daß damit nachgewiesen ist, daß der Spermakern von den in der Zweizahl vorkommenden Elementen besonderer Form je eines liefert, und man wird wohl ohne weiteres dieses Resultat auf sämtliche Chromosomen der Furchungsspindel ausdehnen dürfen[1].

Das Gegenstück zu der Spermakernspindel bietet uns Fig. 14 (Taf. XXXVIII). Das Material, dem dieses Ei entnommen ist, wurde mir von Herrn Professor Boveri gütigst zur Verfügung gestellt. Es handelt sich um die von Boveri (1888a) unter dem Titel »Partielle Befruchtung« beschriebenen Fälle, von denen später Teichmann (1903) eine eingehende Beschreibung gegeben hat. Unsre Figur stellt eine zweipolige Spindel dar, in welche jedoch nur die Chromosomen des Eikernes aufgenommen wurden. Der Spermakern blieb unaufgelöst im Bereich der einen Sphäre rechts neben der oberen Chromosomenplatte liegen.

In jeder Tochterplatte sind 18 Chromosomen, d. h. die Elemente des Eikernes, enthalten, worunter, wenigstens in der unteren Platte, ein deutlicher, langer Haken zu sehen ist. In der oberen Platte ist ebenfalls ein hakenförmiges Chromosoma zu erkennen. Leider aber liegt es direkt an der Schnittfläche; seine unregelmäßige Lagerung und seine geringe Länge ist wohl darauf zurückzuführen, daß es vom

---

[1] Über eine Ausnahme: Abschnitt V, S. 586 ff.

Mikrotormmesser verschleppt und zugleich vom längeren Schenkel ein Teil abgeschnitten wurde. Unter den stäbchenförmigen Elementen jeder Platte finden wir an der linken Seite der Figur ein besonders langes Element. Endlich enthält die Spindel in jeder Tochterplatte ein hufeisenförmiges Chromosoma.

Wir kommen darnach zu folgendem Resultat.

Von den bei *Echinus* in der Furchungsspindel während des Stadiums der Metaphase in jeder Tochterplatte auftretenden zwei hakenförmigen, zwei langen stäbchenförmigen und — wenigstens in vielen Eiern[1]) — zwei kurzen hufeisenförmigen Chromosomen stammt jeweilen das eine aus dem Eikern, das andre aus dem Spermakern.

Unsre Beobachtungen schließen sich somit durchaus an die oben erwähnten Erfahrungen bei andern Tierformen, speziell bei Insekten, an. Ja, sie besitzen gegenüber diesen noch eine höhere Prägnanz, da es sich nicht nur, wie bei den Insekten, um Volumenunterschiede, sondern um ganz charakteristische Formverschiedenheiten handelt. — Vgl. Montgomery, 1901; Sutton 1902, S. 39; 1903, S. 232; Wilson 1906 u. a. O.

Vergleichen wir die beiden Haken der Furchungsspindel untereinander, so sehen wir eine geringe Längendifferenz mit einer gewissen Regelmäßigkeit wiederkehren. Nur in wenigen Fällen sind die beiden Elemente gleich lang; meistens aber ist das eine länger als das andre. So beträgt bei den *Echinus*-Furchungsspindeln der Tabelle V die Differenz im Mittel 1,2 mm, bei den *Strongylocentrotus*-Furchungsspindeln (Zucht A) 0,6, bei Zucht B in den späteren Stadien 1,7 mm. Da die Längenverhältnisse der Chromosomen, wie wir früher gesehen haben, bei den verschiedenen Zuchten variieren, so ist, da stets der eine Haken vom Vater, der andre von der Mutter stammt, wohl anzunehmen, daß die genannten Unterschiede der Hakenlängen auf Differenzen zwischen den zur Befruchtung verwendeten Geschlechtsprodukten zurückzuführen sind. Wir hätten also das längere Element innerhalb einer Zucht, vorausgesetzt, daß dazu nur ein Männchen und ein Weibchen verwendet wurde, stets dem nämlichen der beiden Eltertiere zuzuweisen, das kürzere aber dem andern. In bezug auf die nicht besonders unterscheidbaren stäbchenförmigen Elemente kehren hier wie dort ungefähr dieselben Längenmaße wieder. Wenn also Fick (1907, S. 21) sagt, es hätten bei »vielen Geschöpfen Ei- und Samenkern bzw. Ei- und Samenchromatin durchaus nicht gleich

---

[1]) Vgl. Abschnitt V.

große Masse« und »sehr oft« seien »die Chromosomen ungleich groß«, so trifft das für den Seeigel jedenfalls nicht zu. Die Chromosomen zeigen in ihrer Gestaltung in beiden Vorkernen, soviel man sehen kann, dasselbe Bild, wobei wir allerdings in die feinere Struktur keine Einsicht haben, sondern bei den groben Formverschiedenheiten stehenbleiben müssen. Immerhin harmonieren unsre Ergebnisse aufs beste mit der Erfahrung, daß zur Entwicklung des Keimes das väterliche oder das mütterliche Chromatin allein genügt.

Kehren wir von dem Standpunkt, den wir damit erlangt haben, noch einmal zu den Beobachtungen am 2-Zellenstadium von *Echinus* und an den späteren Stadien bis zum 16 zelligen Keim von *Strongylocentrotus* zurück. Boveri hat 1888 b und 1891 den Satz ausgesprochen, »daß in allen Zellen, welche sich im regulären Teilungsverlauf aus dem befruchteten Ei ableiten, die eine Hälfte der Chromosomen rein väterlicher, die andre rein mütterlicher Abkunft ist« (1891, S. 410). An *Strongylocentrotus* hat sich herausgestellt, daß die zwei Haken, deren einer dem Sperma-, der andre dem Eikern entstammt, bis zum 16-Zellenstadium, also während fünf Zellgenerationen, in der Metaphase wieder erscheinen, mit annähernd gleichen Größenverhältnissen und in gleicher Form. Für *Echinus* konnte ein solcher Nachweis aus Mangel an Material nur bis ins 2-Zellenstadium geführt werden, bis hierher aber auch auf eine zweite Chromosomenform — die beiden hufeisenförmigen Elemente — ausgedehnt werden. Da sich überdies in Hinsicht auf die stäbchenförmigen Chromosomen während der fünf Zellgenerationen von *Strongylocentrotus* eine Gleichartigkeit im Erscheinen nachweisen ließ, so kann man wohl behaupten, daß die Übereinstimmung unsrer Tatsachen mit dem von Boveri aufgestellten Satz eine vollständige ist.

V. Über nur in einem Teil der Eier vorkommende Chromosomen von besonderer Form.

A. Strongylocentrotus lividus.

Wenn wir eine größere Zahl von Eiern durchmustern, so erkennen wir, daß sich dieselben in zwei Typen einordnen lassen:

1. Eier, deren Spindeln außer den typischen zwei langen Hakenchromosomen nur stäbchenförmige Elemente enthalten;
2. Eier, deren Spindeln unter den 36 Chromosomen außerdem noch einen kleineren Haken besitzen.

Ich habe mich in den bisherigen Ausführungen ausschließlich an den ersten Typus (Fig. 1) gehalten. Der zweite Typus ist in Fig. 11 dargestellt. Der Längenunterschied zwischen den beiden langen und dem kurzen Haken tritt klar hervor[1]). Die Messungen, wofür Tabelle IV (S. 568), Nr. 1, 3 und 5 einzusehen ist, haben eine Differenz der Gesamtlänge von mindestens 2 mm ergeben, welche jedoch zur Hauptsache auf Kosten des längeren Schenkels kommt. Als durchschnittliche Gesamtlänge ist etwa 8,3 mm anzusetzen, während als Verhältnis der beiden Schenkel 5,2 : 3,1 berechnet wurde. Erinnern wir uns, daß bei den langen Haken das Verhältnis mindestens 7,6 : 3,1 war, so ist der Unterschied in die Augen springend. Dementsprechend kann auch, wenn man einen Haken beobachtet, bei einiger Übung fast stets ohne vorherige Vergleichung mit den andern Elementen gesagt werden, ob es sich um einen kurzen oder einen langen Haken handelt.

Zuweilen ist der Unterschied noch beträchtlicher (vgl. Fig. 18, Taf. XXXVIII) und nur in seltenen Fällen weniger ausgeprägt, indem das kleine Element den großen in seinen Dimensionen näher kommt.

Die Frage, welche nun in erster Linie entschieden werden muß, geht dahin: stellt dieses Element dort, wo es vorkommt, ein in seiner Gestalt typisches Chromosom dar, oder ist die Form nur eine zufällige Bildung. Gegen die letztere Deutung sprechen, wie mir scheint, folgende Punkte:

1. Die beiden sich entsprechenden Antagonisten der Tochterplatten haben stets eine symmetrische Stellung inne, wie das auch für die langen Haken beobachtet wurde. Wir haben es also auf alle Fälle nicht mit einer auf die eine oder andre Tochterplatte beschränkten Zufallskrümmung zu tun.

2. Die Längenverhältnisse, in denen das Chromosoma erscheint, sind im wesentlichen immer dieselben.

3. Verschiedene Serien liefern das nämliche Ergebnis. Es kann sich danach nicht um eine besondere, nur einer Zucht eigentümliche Bildung handeln.

4. Den Hauptbeweis scheinen mir die späteren Furchungsstadien zu liefern. Sie zeigen, daß wir es nicht mit einer vorübergehenden Formenbildung, sondern mit einem dauernden, spezifischen Charakteristikum zu tun haben. In Fig. 12 a, b und c, d sind die Chromo-

[1]) In allen Abbildungen ist der kleine Haken durch einfache Umrißzeichnung in Rot von den langen Haken unterschieden.

somen der beiden Spindeln eines 2-Zellenstadiums abgebildet. Jede Spindel erstreckt sich auf zwei Schnitte. In beiden Blastomeren tritt in jeder Tochterplatte ein kleiner Haken auf (Fig. 12 a und c). Daß nicht etwa einer der langen Haken für das gesuchte Element gehalten wurde, geht daraus hervor, daß außer dem kurzen noch zwei lange Haken vorhanden sind. Wie in diesem Stadium die Längenunterschiede sind, ergibt sich aus Tabelle IV, Nr. 8, wo die Maße für die beiden Spindeln angegeben sind. Diese Messungen bestätigen uns auch für dieses Element, daß im 2-Zellenstadium für beide Spindeln die Verhältnisse ganz ebenso liegen wie im ungeteilten Ei. Es muß also wohl als sicher betrachtet werden, daß die kleinen Haken des 2-Zellenstadiums denjenigen des ungeteilten Eies entsprechen.

In Tabelle IIIa (S. 557) sind die Fälle (Nr. 1, 3, 5 und 8) mit kleinen Haken von denjenigen ohne einen solchen unterschieden. Eine Vergleichung der Längenangaben beider Typen macht wahrscheinlich, daß, abgesehen von der erörterten Hakenform, ein Unterschied in den Chromosomenlängen nicht besteht.

Für das 4-Zellenstadium konnte ich das Vorhandensein des in Rede stehenden Elements nicht nachweisen, da mir eine genügende Anzahl guter Spindeln nicht zur Verfügung stand.

Dagegen gelang mir der Nachweis desselben wiederum beim 8-Zellenstadium. Fig. 15 a und b stellt eine Spindel aus einem solchen Keime dar. In der oberen Tochterplatte unsrer Fig. 15 a sind 24, in der unteren 30 Chromosomen, jedoch nur in der Länge genau eingezeichnet. Die Dicke ist im Präparat beträchtlicher. Das kleine hakenförmige Element ist leicht zu sehen. Die Längenmaße sind in Tabelle IV (S. 568), Nr. 12 angegeben. Der Größenunterschied gegenüber den langen paarigen Haken fällt sofort auf. Gegenüber den Elementen des 2-Zellenstadiums und des ungeteilten Kernes bemerkt man, daß hier die Dimensionen größer sind. Wir haben es mit einem Keim der schon früher besprochenen Zucht B zu tun. Da dieselbe überhaupt, und speziell noch vom 4-Zellenstadium an, höhere Längenwerte aufweist, wie wir es besonders für die langen Haken nachgewiesen haben, liegt in der beträchtlicheren Länge des kleinen Hakens kein Widerspruch, sondern eine Bestätigung der früheren Angaben.

Beim 16-Zellenstadium war wegen der eng gedrängten Lagerung der Chromosomen der Nachweis des in Frage stehenden Elements nicht mehr möglich.

Ich glaube aber, daß unsre Befunde genügen, um es durchaus wahrscheinlich zu machen, daß der kleine Haken dort, wo er überhaupt vorkommt, während der ersten Furchungsstadien regelmäßig wieder erscheint. Es sei noch hinzugefügt, daß die Bildung der Hakenform in ganz gleicher Weise vor sich geht, wie es für die langen Haken beschrieben wurde. Spaltungsfiguren aus 2-Zellenstadien, welche ihrer Phase nach zwischen die in Fig. 9 b und c dargestellten Stadien der langen Haken fallen, lassen darüber keinen Zweifel. Da sie sich aber auf beträchtlich kürzere Chromosomen beziehen, als es den langen Haken entsprechen würde[1], können sie nur als Spaltungsformen des kleinen Hakens aufgefaßt werden.

Ich habe es aus dem regelmäßigen Wiedererscheinen in späteren Furchungsstadien wahrscheinlich zu machen gesucht, daß es sich bei dem in Rede stehenden unpaaren Element nicht um eine Zufallsbildung handeln kann. Überdies spricht das zahlenmäßige Vorkommen der Eier mit und derjenigen ohne kleinen Haken sehr für dessen typische Natur, indem sich herausgestellt hat, daß die beiden Eitypen — soweit meine nicht sehr ausgedehnten Untersuchungen eine Entscheidung zulassen — in nicht allzu verschiedenen Prozentsätzen vertreten sind. Es wurden drei Serien untersucht. Die erste Zucht, oben mit A bezeichnet, lieferte:

mit kleinem	Haken	22	Eier,
ohne »	»	38	»
mit »	»	12	2-Zellenstadien,
ohne »	»	9	»

Die zweite Zucht enthielt nur ungeteilte Eier. Darunter fanden sich:

mit kl.	Haken	10	Eier,
ohne »	»	10	«

Aus der dritten Zucht stammen die späteren Furchungsstadien, welche eine Spindel mit und vier Spindeln ohne kleinen Haken ergab. Danach ist das Gesamtresultat:

mit kl.	Haken	45	Eier,
ohne »	»	61	»
	Total	106	Eier.

[1] Ungefähr 3/5 der Länge der großen Haken.

Es liegt angesichts dieser Zahlen die Vermutung nahe, daß bei großen Zahlen die eine Hälfte der Eier das unpaare hakenförmige Element besitzen würde, die andre Hälfte aber nicht. Jedenfalls genügen sie zu dem Schluß, daß die Eier mit kleinem Haken und ohne kleinen Haken als typische Formen nebeneinander bestehen.

Da daran gedacht werden kann, daß die Zahl der Chromosomen in den beiden Eitypen verschieden sein könnte, wurde auf eine genaue Zählung besondere Sorgfalt verwendet. Leider konnten dafür Polansichten nicht verwendet werden, weil sich in diesen die hakenförmigen Elemente nicht mit Sicherheit erkennen ließen. Bei Spindeln in Seitenansicht aber bildet trotz der Schärfe der Eisenhämatoxylinpräparate eine genaue Zählung viele Schwierigkeiten. Abgesehen davon, daß sich nicht selten zwei Chromosomen decken und daher leicht als eines registriert werden, macht sich vor allem störend bemerkbar, daß bei einer Schnittdicke von 5 oder 7,5 μ die Chromosomen auf mindestens zwei Schnitte verteilt werden. Es ist fast unmöglich, in solchen Fällen sicher zu sagen, ob nicht ein Chromosoma entzweigeschnitten wurde. Dadurch würde aber die Zahl der Elemente um eins erhöht und das Resultat irreführend, denn gerade die Differenz um eins wäre für die beiden Typen — wenn überhaupt — zu erwarten. Der Durchmesser der Chromosomenplatten beträgt im Stadium der Metaphase etwas über 10 μ. Die Zählungen müssen daher, um die genannte Fehlerquelle zu vermeiden, an 10—15 μ dicken Schnitten, bei denen die Eisenhämatoxylinfärbung noch recht gute Resultate liefert, gemacht werden. Ich habe acht Spindeln untersucht, von denen vier den kleinen Haken enthielten, die andern vier aber nicht. Jeweilen wurden beide Tochterplatten gezählt. In allen acht Zählungen konnte die Zahl auf 36 Chromosomen bestimmt werden. Ich halte es somit für fast ganz sicher, daß die Chromosomenzahl in beiden Eitypen dieselbe — 36 — ist, gleichgültig, ob sich ein kleiner Haken vorfindet oder nicht. Daher muß dem kleinen, hakenförmigen Element in den Spindeln, wo sich ein solches nicht auffinden läßt, ein stäbchenförmiges Chromosoma entsprechen, welches aber von den andern Genossen gleicher Länge nicht unterschieden werden kann.

B. Echinus microtuberculatus.

Die Beobachtungen an *Echinus* lassen sich denjenigen an *Strongylocentrotus* allem Anschein nach an die Seite stellen. Immerhin ist dieses Objekt weniger günstig, denn wir haben kein von allen übrigen

Chromosomen unterscheidbares unpaares Element. Man vergleiche Fig. 2 und Fig. 3. Der Unterschied zwischen beiden liegt in der Zahl der hufeisenförmigen Chromosomen. Fig. 3 zeigt uns deren zwei, Fig. 2 aber drei, zwei in der Mitte, das dritte am linken Rande des in Fig. 2 b dargestellten Teils der Chromosomenplatten. Meistens ist, was die Gestalt anlangt, kein Unterschied zwischen den drei Elementen zu erkennen. Nur in einzelnen Fällen, wozu auch der hier abgebildete gehört, nähert sich eins derselben etwas mehr der Häkchen- als der Hufeisenform dadurch, daß die beiden Schenkel etwas ungleiche Länge besitzen. Doch sind diese Variationen so gering, daß sie nicht ins Gewicht fallen. Zudem wäre es kaum möglich, eine Unterscheidung durchzuführen, da nur bei solchen Elementen, welche uns, wie in Fig. 3 a und b, beide Schenkel zukehren, und die außerdem scharf differenziert sind, eine genaue Betrachtung und Vergleichung der beiden Schenkel möglich ist. In den meisten Fällen müssen wir uns begnügen, die Hufeisenform gegenüber der Stäbchenform andrer kurzer Chromosomen festzustellen.

In Tabelle Vb (S. 576) finden sich in Nr. 2 u. 7 für zwei Furchungsspindeln die Maße der drei hufeisenförmigen Elemente angegeben. Die Gesamtlänge liegt für alle durchschnittlich zwischen 4,5 und 5,5 mm und verteilt sich zu etwa gleichen Teilen auf beide Schenkel. Vergleichen wir die Längenmaße der übrigen Chromosomen dieser zwei Spindeln mit denjenigen der Spindeln mit nur zwei Hufeisenelementen, so ist auffallend, daß gerade bei den in Rede stehenden Fällen stäbchenförmige Chromosomen unter 4,0 mm fehlen. Ob wir es hier mit einer Gesetzmäßigkeit oder nur mit einer Zufälligkeit zu tun haben, lasse ich unentschieden, da ich die Sache nicht weiter verfolgen konnte. Denn es muß hervorgehoben werden, daß die zahlenmäßige Feststellung der kurzen stäbchenförmigen Chromosomen sehr unsicher ist, sowie sich die Elemente über mehr als einen Schnitt des Präparates verteilen. Leicht können Abschnitte von längeren Chromosomen für ganz kurze Elemente gehalten werden.

Beim 2-Zellenstadium konnte ich in zwei Fällen jeweilen bei einer Spindel ein dreifaches Vorkommen des Hufeisenelements wahrscheinlich machen. Leider stand mir mehr Material nicht zur Verfügung. Eine schon früher besprochene Spindel des 2-Zellenstadiums mit zwei Hufeisenelementen ist in Fig. 8 abgebildet.

Nach allem Mitgeteilten und insbesondere auch in Anlehnung an die sicheren Feststellungen über das unpaare Element bei *Strongylocentrotus* gibt es auch bei *Echinus microtuberculatus* zwei Typen

befruchteter Eier: solche, bei denen während der Metaphase in jeder Tochterplatte zwei und solche, bei denen drei hufeisenförmige Chromosomen auftreten. Über das numerische Vorkommen der Eier beider Typen konnte ich unter Benutzung von Material aus verschiedenen Zuchten folgendes ermitteln:

Die erste Zucht hatte nur Furchungsspindeln; es wurden gefunden:

Spindeln mit zwei Hufeisenchromosomen: 28
» » drei » : 20.

Die zweite Zucht enthielt ebenfalls nur Furchungsspindeln, worunter:

mit zwei Hufeisenchromosomen: 6
» drei » : 0.

Die dritte Zucht ergab:

Furchungsspindeln mit zwei Hufeisenchromosomen: 2
Spindeln des 2-Zellenstadiums mit zwei Hufeisenchromosomen: 2
» » » » drei » : 2.

Die vierte Zucht endlich ergab:

Furchungsspindeln mit zwei Hufeisenchromosomen: 2
» » drei » : 1.

Im ganzen wurden somit gefunden:

Keime mit zwei Hufeisenchromosomen: 40
» » drei : 23
Total 63.

Genaue Zählungen der Chromosomen wurden nicht gemacht, und so legen es nur die Befunde von *Strongylocentrotus* nahe, daß die Chromosomenzahl in den befruchteten Eiern beider Typen von *Echinus* 36 beträgt. Wie bei *Strongylocentrotus* werden wir dann auch hier annehmen müssen, daß in den Eiern, wo ein drittes hufeisenförmiges Element nicht vorkommt, seine Stelle durch ein stäbchenförmiges Chromosoma vertreten wird.

Bevor ich auf die Bedeutung dieses Chromosomas eingehe, möchte ich zunächst die Beobachtungen an Bastarden mitteilen, da sich daraus, wie der folgende Abschnitt lehren wird, Hinweise auf die Herkunft des in Rede stehenden Elements ergeben werden.

VI. Die Chromosomen der Bastarde Strongylocentrotus ♂ × Echinus ♀.

Wie wir gesehen haben, enthält sowohl die Spermakernspindel von *Strongylocentrotus* als auch die Eikernspindel von *Echinus* je einen langen Haken in jeder Tochterplatte. Wir haben also in den Bastardspindeln *Strongylocentrotus* ♂ × *Echinus* ♀ — ihre Untersuchung wurde mir durch die Güte von Herrn Professor Boveri ermöglicht — zwei dieser Elemente zu erwarten. Daß dies so ist, beweisen die Fig. 16 und 17, welche beide die Chromosomenplatten in Furchungsspindeln darstellen. In Fig. 16 a und b befinden sich beide Haken nahe beieinanderliegend in der Teilfigur 16 a. In Fig. 17 a—c, einer weiteren Furchungsspindel, enthalten Fig. 17 a und b je ein langes Hakenchromosom in jeder Tochterplatte, während in Fig. 17 c nur stäbchenförmige Elemente zu sehen sind. In Tabelle II (S. 555) sind die Längenmaße der beiden abgebildeten Fälle angegeben. Sie weichen von den bei *Echinus* festgestellten nicht ab, und auch unter denjenigen von *Strongylocentrotus* findet sich mancher Fall, welcher mit den hier vorliegenden in Einklang steht.

Bezüglich der besonders langen, stäbchenförmigen, bei *Echinus* nachgewiesenen Chromosomen konnte bei den Bastarden nichts Sicheres und Gesetzmäßiges aufgefunden werden. Auf Grund der folgenden Betrachtung ist dies auch nicht zu erwarten. Die längsten Stäbchen von *Strongylocentrotus* erreichen 8,5 mm. Die untere Grenze für die besonders langen Stäbchen von *Echinus* (vgl. Tabelle II, Nr. 4 und 6) liegt tiefer als 8,5 mm. Es wird also die bei *Echinus* als charakteristisch beschriebene Sonderstellung der beiden längsten Chromosomenstäbchen hier für das von *Echinus* herstammende lange Chromosoma mehr oder weniger aufgehoben. Danach ist der Nachweis eines besonders langen Elements kaum möglich. Die Messungen lieferten daher, wie aus Tabelle II, Nr. 9 und 10, zu ersehen ist, nur das eine positive Resultat: daß ungefähr die gleichen Größenabstufungen und für die verschiedenen Längenintervalle etwa dieselben Chromosomenzahlen wie bei den elterlichen Species konstatiert werden können.

Im 2-Zellenstadium konnten in mehreren Fällen in beiden Spindeln entsprechende Verhältnisse wie in den Furchungsspindeln festgestellt werden.

Für uns sind die Bastarde in erster Linie in Hinsicht auf das unpaare Element von Wichtigkeit. Wir mußten, als wir das Vorkommen des kleinen Einzelhakens bei *Strongylocentrotus* und

des dritten Hufeisenchromosoms bei *Echinus* besprachen, die Frage nach der Herkunft dieser Elemente offenlassen. Eine Antwort hätte durch das Studium zahlreicher Sperma- und Eikernspindeln gewonnen werden können. Von beiden stand mir jedoch nur eine geringe Zahl zur Verfügung. Eine Antwort muß sich aber auch aus der Untersuchung unsrer Bastarde ergeben, in welchen ja der Chromosomenbestand eines *Strongylocentrotus*-Spermakernes und eines *Echinus*-Eikernes kombiniert ist. Ich habe im Ganzen 35 Bastardspindeln untersuchen können, welche zum Teil ungeteilten Eiern, zum andern 2-Zellenstadien angehören. Dabei ließen sich, wie bei den elterlichen Species, zwei Typen von Keimen feststellen. Der eine ist in Fig. 16, der andre in Fig. 17 repräsentiert. Das Charakteristikum bildet die Anzahl der hufeisenförmigen Elemente; Fig. 16 enthält (Teilfigur b) deren eines, Fig. 17 aber zwei, das eine in Fig. 17a, das andre in 17b. Weitere Chromosomen dieser Form sind nicht aufzufinden. Ein kurzer Haken konnte niemals nachgewiesen werden. Bei den 2-Zellenstadien konnten in fünf Fällen beide Spindeln geprüft werden, wobei die Ergebnisse stets für beide Spindeln identisch waren: dreimal in beiden Blastomeren je ein und zweimal je zwei Hufeisenchromosomen. Solche Übereinstimmungen scheinen mir zur Sicherung des Resultates wesentlich beizutragen.

Im allgemeinen waren allerdings die Präparate, welche mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren, nicht besonders klar. Fast in allen zeigten sich im Bereich der Spindel eigentümliche, dunkel gefärbte Kugelbildungen. Wenn diese Körper, ungefähr von der Größe der hufeisenförmigen Chromosomen, in den Tochterplatten lagen, so konnten sie möglicherweise mit den genannten Elementen verwechselt werden. Deshalb wurde, um Irrtümer zu vermeiden, auf die symmetrische Stellung der hufeisenförmigen Chromosomen, welche ja, wie wir weiter oben sahen, eine gewisse Garantie für die Richtigkeit der Beobachtung abgibt, genau geachtet. Ich glaube danach fast sicher behaupten zu können, daß in einem Teil der Bastardspindeln ein, in dem andern Teil zwei Hufeisenelemente vorkommen. Leider war mir eine Nachprüfung an einer weiteren Zucht von Bastarden aus Mangel an Material nicht möglich.

Die zahlenmäßige Verteilung der Keime auf die durch diesen Unterschied charakterisierten zwei Typen ist für unsre 35 Fälle folgende:

Ungeteilte Eier	mit	einem	Hufeisenchromosoma	7	
» »	»	zwei	»		9
2-Zellenstadien	»	einem	»	11	
»	»	zwei	»		8
			Total	18	17.

Vergegenwärtigen wir uns, daß in vielen Furchungsspindeln von *Echinus* zwei hufeisenförmige Chromosomen gefunden wurden, ferner, daß wir in Spermakernspindeln und Eikernspindeln je ein solches Element getroffen haben, so ergibt sich, daß in den Furchungsspindeln das eine Hufeisenchromosom vom Eikern, das andre vom Spermakern abstammen muß.

Damit stimmt vollkommen überein, daß in den Bastarden, in denen der Eikern von *Echinus* herkommt, in vielen Fällen nur ein Hufeisenelement gefunden wurde. Wir haben aber bei zahlreichen reinen *Echinus*-Spindeln drei der in Rede stehenden Elemente gefunden, und es fragt sich, kommt dieses dritte aus dem Eikern oder aus dem Spermakern? Diese Frage wird dadurch gelöst, daß in einem Teil der Bastardspindeln zwei hufeisenförmige Chromosomen vorhanden sind. Diese können, da bei *Strongylocontrotus*, von welchem sich die Spermachromosomen des Bastards herleiten, hufeisenförmige Elemente überhaupt nicht vorkommen, nur aus dem Eikern stammen. Wir sind somit — wenigstens für die uns vorliegende Bastardzucht — zu dem Schlusse berechtigt, daß das unpaare, in einem Teil der *Echinus*-Eier auftretende dritte hufeisenförmige Chromosoma aus dem Eikern stammt. Damit harmoniert, daß wir in den 35 Bastardspindeln, welche uns zur Untersuchung vorgelegen, niemals den kleinen für *Strongylocentrotus* charakteristischen, unpaaren Haken gefunden haben, denn es ist wohl in Analogie zu den eben besprochenen Verhältnissen bei *Echinus* das Wahrscheinlichste, daß auch bei *Strongylocentrotus* das unpaare Element dem Eikern angehört, somit in Bastarden zwischen *Strongylocentrotus*-Männchen und *Echinus*-Weibchen nicht auftreten kann.

Zusammengefaßt lautet unser Resultat: Wir haben bei *Echinus* zweierlei Typen von Eikernen zu unterscheiden, die einen dadurch charakterisiert, daß neben einem in beiden Typen vorkommenden hufeisenförmigen Element noch ein zweites gleiches vorkommt, während die Eikerne des andern Typus dasselbe nicht enthalten. Die Chromosomenzahl ist in beiden Fällen mit Wahrscheinlichkeit 18.

Es ist daher anzunehmen, daß in den Eiern, welche nur ein solches Element aufweisen, das andre durch ein stäbchenförmiges Chromosoma vertreten wird. Der Spermakern enthält stets nur ein hufeisenförmiges Element. Auch in ihm wird, paariges Auftreten der Chromosomen im befruchteten Ei angenommen, ein stäbchenförmiges Chromosoma vorhanden sein, das dem in Rede stehenden Hufeisenelement des Eikernes entspricht.

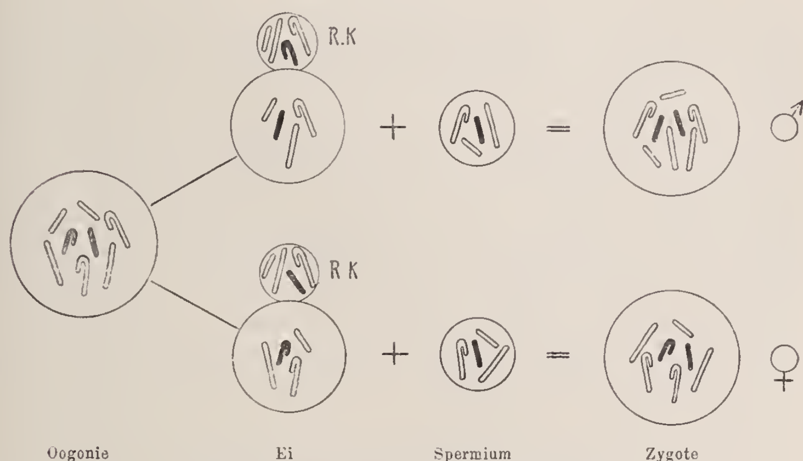
Bei *Strongylocentrotus* sind sehr wahrscheinlich ebenfalls zwei Eikerntypen zu unterscheiden, charakterisiert durch die Anwesenheit oder das Fehlen eines kleinen, hakenförmigen Chromosomas. Die Chromosomenzahl des Eikernes ist in beiden Fällen 18.

Unsre Sätze besagen, daß das Auftreten des besonders geformten Einzel-Elements auf die Keimzellen des weiblichen Geschlechts beschränkt ist. Es liegt nahe, eine Parallele mit den Verhältnissen zu suchen, welche bei Insekten aufgedeckt worden sind. Dabei muß allerdings betont werden, daß sich mein Resultat an Sicherheit mit dem an Insekten gewonnenen nicht vergleichen darf, da der einzige positive Beweis auf eine in den Chromatinverhältnissen nicht besonders klare Bastardzucht gegründet ist. Ich halte mich im folgenden an die Darstellung, welche Wilson (1906) für die Hemiptera gegeben hat, und zwar an denjenigen der drei von ihm gefundenen Typen, wo zwei sogenannte Idiochromosomen vorkommen, ein großes und ein kleines (Lygaeus). Während sämtliche Oogonien zwei große Idiochromosomen enthalten, also jedes Ei nach der Reduktion eins, die Eier somit alle gleich sind, enthalten die Spermatogonien ein großes und ein kleines. Bei den Reifeteilungen bekommt die eine Hälfte der Spermien das große, die andre Hälfte das kleine Idiochromosoma. Bei der Befruchtung entstehen zwei Arten von Zygoten, solche mit zwei großen Idiochromosomen, welche Weibchen liefern, und solche mit einem großen und einem kleinen, die zu Männchen werden. Die Entscheidung des Geschlechts fällt darnach den Spermien zu. In Analogie zu diesen Verhältnissen sind bei *Strongylocentrotus* der kleine Haken, bei *Echinus* das dritte Hufeisenchromosom und die ihnen entsprechenden Stäbchenelemente im andern Eitypus und im Spermakern als Idiochromosomen zu bezeichnen. Als fundamentaler Unterschied zwischen den Insekten und Echiniden ist jedoch hervorzuheben, daß die Chromosomenverschiedenheiten, welche den von Wilson u. A. beschriebenen entsprechen, bei den Echiniden sich nicht beim Männchen, sondern beim Weibchen finden. Es besteht nur eine Art von Spermien, dagegen zwei Arten

von Eiern. Daher muß, wenn wir diesen Chromosomen überhaupt die Rolle der Geschlechtsbestimmung zuerkennen wollen, die Entscheidung beim Weibchen liegen.

Mit Rücksicht auf diesen Punkt ist die Eireifung und Befruchtung von *Strongylocentrotus* in beistehendem Schema dargestellt, wobei ich mich an die schematische Fig. 6 in Wilsons Arbeit (1906) angelehnt habe. Es ist damit, da ich die Reifeteilungen selbst nicht studiert habe, lediglich der ungefähre Verlauf wiedergegeben, wie er nach meinen Resultaten und den zahlreichen Erfahrungen an Insekten zu erwarten ist. Die für unsre Frage allein wichtigen Idiochromosomen sind ganz schwarz gezeichnet; von den übrigen vorkommenden Elementen sind nur sechs angegeben, das Paar langer Haken und vier Stäbchenchromosomen. Wir gehen aus von der links dargestellten Oogonie, welche beide im weiblichen Geschlecht vorkommenden Idiochromosomen enthält: den unpaaren Haken und das entsprechende stäbchenförmige Element. Bei einer der beiden Reifungsteilungen gelangt eins der Idiochromosomen in den Richtungskörper (R.K.). Das Ei enthält demnach entweder das hakenförmige oder das stäbchenförmige Element. Die Spermien besitzen jedes ein stäbchenförmiges Idiochromosom; bei der Befruchtung entstehen demnach die zwei Arten von Zygoten, welche rechts im Schema gezeichnet sind: die eine mit dem hakenförmigen und einem stäbchenförmigen,

Schema.



Eireifung von *Strongylocentrotus lividus.*

die andre mit zwei stäbchenförmigen Idiochromosomen. Erstere entwickelt sich zum Weibchen, letztere zum Männchen.

Bevor ich die Besprechung der Bastardeier verlasse, möchte ich noch auf einige Literaturangaben eingehen. Aus der Untersuchung Herlas (1895) und Zojas (1895) geht hervor, daß sich die Chromosomen in den Bastarden zwischen *Ascaris bivalens* und *Ascaris univalens* in ihren Charakteristika erhalten. »Les chromosomes des différentes plaques équatoriales restent les uns paternels et les autres maternels, puisque dans les œufs à trois anses nous voyons reparaître chaque fois trois chromosomes dont l'un d'origine mâle représente souvent des charactères spéciaux.« (Herla 1895, S. 503). Das männliche Element (*univalens*) ist kleiner als die beiden weiblichen, *bivalens* zugehörigen. Dieselben Beobachtungen hat Zoja (1895) gemacht: »La cromatina paterna e la materna restano independenti nel nucleo delle cellule embrionali« (S. 293). Das gleiche Ergebnis hat — bis zum 2-Zellenstadium — auch unser Objekt geliefert.

Moenkhaus (1904) hat die Fische *Fundulus heteroclitus* und *Menidia notata* bastardiert, deren Chromosomen typische Unterschiede aufweisen. »The chromosomes of *Fundulus heteroclitus* are long, slender and usually straight. They measure 2,18 micra in length« »The chromosomes of *Menidia notata* are short and usually more or less curved.« »They measure 1,00 micron in lenght« (S. 40). Es ist nun die Frage: Wie verhalten sich bei den Bastardformen die Chromosomen des Spermakernes in dem ihnen fremden Protoplasma? Wie verhalten sich die Chromosomen des Eikernes gegenüber den nicht ihrer Species angehörigen Centrosomen? Werden sie von dem fremden Zellbestandteil beeinflußt? Im Gegensatz zu den Echiniden sind nach Moenkhaus die Chromosomen bei jeder der beiden Fischspecies alle gleichgestaltet. Wir haben somit bei unsern Bastarden für die Frage nach dem Verhalten der Chromosomen mannigfaltigere Kriterien. Sowohl die Kreuzung von Moenkhaus als die hier mitgeteilte verneint einen solchen Einfluß. Beide Haken erscheinen in der typischen Form. Die Längenabstufungen der stäbchenförmigen Chromosomen sind dieselben wie in den Eltertieren. Aber auch die hufeisenförmigen Elemente, welche bei *Strongylocentrotus* kein Analogon haben, erscheinen in der typischen Form. Daraus dürfen wir den Schluß ziehen, daß die Centrosomen für die Bildung besonderer Chromosomenformen, d. h. für den spezifischen, mittelständigen Radienansatz nicht die Ursache sind; sie muß vielmehr in der Natur der

Chromosomen selbst begründet sein. Über den Einfluß des Protoplasmas sagt unser Bastard nichts aus, da die Elemente des *Strongylocentrotus*-Spermakernes bei *Echinus* alle ein Analogon haben.

Moenkhaus hat für die genannten Fischbastarde gezeigt, daß in der Furchungsspindel, welche in den elterlichen Arten eine einheitliche Chromosomenplatte ausbildet, die Eikern- und Spermakernelemente getrennte Gruppen bilden, obgleich eine Verschmelzung des Eikernes und Spermakernes stattfindet (S. 43 loc. cit.), daß aber diese Sonderung vom 2-Zellenstadium an allmählich verschwindet (S. 44 ff.)[1]. Ob ein derartiges Gesondertbleiben in der ersten Furchungsspindel im Echinidenbastard auch vorhanden ist, kann ich nicht entscheiden; wahrscheinlich scheint es mir nicht.

In den Bastarden von Moenkhaus offenbaren die Chromosomen der beiden Arten außer ihren morphologischen auch einen physiologischen Unterschied. »The two kinds of chromosomes are not in the same stage of migration« (S. 44). Die kurzen Chromosomen von *Menidia* gehen bei der Bewegung nach den Polen voraus. Die Stäbchen von *Fundulus* sind die Nachzügler: »This somewhat tardy migration of the longer chromosomes may be caused by their not being in their native cytoplasma, for in the reciprocal cross where the conditions are reversed this difference in the rate of migration does not obtain« (S. 50).[2] Eine solche physiologische Differenz fehlt bei vorliegendem Echinidenbastard. Die Tochterplatten sind durchaus einheitlich.

Es hat, wenn wir alle diese Punkte überblicken, den Anschein, daß der geringeren Verwandtschaft der bastardierten Fischarten ein gesondertes Verhalten der chromatischen Elemente entspricht, während bei dem in Rede stehenden Echinidenbastard in Einklang mit der nahen Verwandtschaft der beiden Elterspecies der mitotische Vorgang einheitlicher verläuft. Zugunsten dieses Satzes möchte ich noch die Bastarde von Rosenberg (1904) anführen. Dieser Autor hat die öfter vorkommenden Kreuzungen zwischen *Drosera longifolia* mit 40 kleineren und *Drosera rotundifolia* mit 20 größeren Chromosomen untersucht. Er fand in allen somatischen Zellen 30 Elemente. »Eine besondere Anordnung der beiden Chromosomenhaufen (10 und 20) in

---

[1] In späteren Stadien konnte M. allerdings den Größengegensatz der väterlichen und mütterlichen Chromosomen nicht mehr nachweisen (S. 51).

[2] Ich werde in einer späteren Arbeit über verschiedenes Verhalten der Chromosomen bei Bastardierungen zwischen verschiedenen Echinidenspecies berichten.

der Äquatorialplatte habe ich nicht beobachtet, sondern die Chromosomen lagen alle gleichmäßig in derselben verteilt« (S. 47).

Von großem Interesse sind für uns die Bastardierungen zwischen Echiniden und *Antedon*, welche von Godlewski (1906) ausgeführt worden sind. Dieser Autor konnte, obgleich die gekreuzten Species sogar verschiedenen Klassen angehören, eine Verschmelzung der Kerne beobachten (S. 603 loc. cit.). Leider sind Godlewskis Angaben über die Chromosomen sehr beschränkt. Er erwähnt, »daß die gesamten Chromosomen vollkommen gleich schleifenförmig sind, so daß von der Entscheidung der Herkunft einzelner Chromosomen vom väterlichen oder mütterlichen Vorkern keine Rede sein kann« (S. 605). »Auch im Diasterstadium ist kein Unterschied in der Gestalt und Anordnuug der Chromosomen wahrnehmbar« (ibid.). Als Erklärung dieser Gleichartigkeit gibt Godlewski an, »daß die *Antedon*-Chromosomen unter dem Einfluß des sie umgebenden Protoplasmas des *Echinus*-Eies sich derart verändern, daß sie die morphologische Gestalt und Beschaffenheit der Chromosomen von *Echinus* annehmen (S. 606)« (vgl. auch Moenkhaus 1904, S. 51). Es wäre wohl zu berücksichtigen, daß die offenbar ungünstigen Entwicklungsverhältnisse eine typische Ausbildung der Chromosomen erschweren konnten; mir erscheint deshalb die Frage noch nicht erledigt.

VII. Die Stellung der Hakenelemente in der Chromosomenplatte.

Die Stellung der Haken in den Chromosomenplatten der Furchungsspindel unterliegt allem Anschein nach keiner Gesetzmäßigkeit. Wir finden sie bald beide an der Peripherie, bald den einen im Innern und den andern am Rande oder auch beide im Innern der Chromosomenplatte. Zuweilen liegen sie dicht nebeneinander (Fig. 16). Auch ihr gegenseitiger Abstand unterliegt keiner Gesetzmäßigkeit. Für die hufeisenförmigen Elemente und die langen Stäbchenchromosomen von *Echinus* läßt sich dasselbe sagen. Murray (1906) hat für die Chromosomen von Lepidosiren eine bestimmte Stellung nachgewiesen. »In der Mitte liegen die kleinsten Chromosomen.« »Die größten Elemente liegen ganz peripher und zeigen besonders schön jedes einen langen und einen kurzen Schenkel. Die mittelgroßen Chromosomen nehmen eine Zwischenstellung ein« (S. 207). Dergleichen Gesetzmäßigkeit findet sich bei den Echiniden keinesfalls. Ich erinnere auch an die Beobachtungen bei Insekten, wo öfters eine centrale

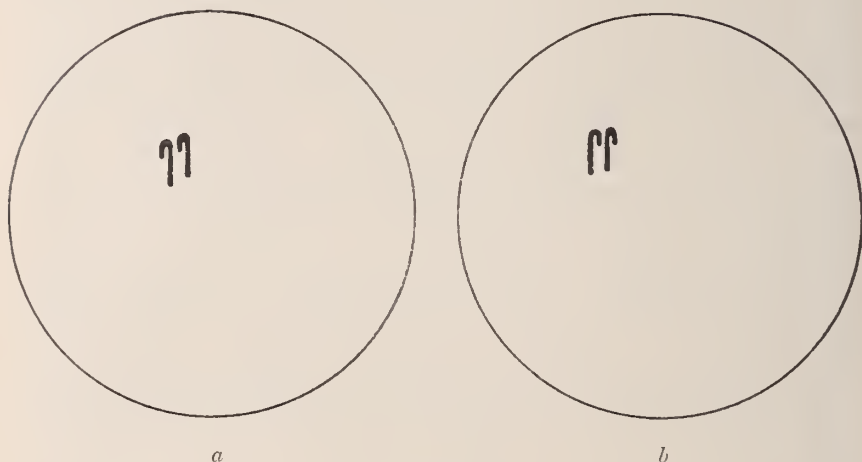
Stellung des kleinsten Chromosoms die Regel ist. Auch dafür existieren bei unserm Objekt keine Anhaltspunkte.

Anders aber verhalten sich die Spindeln des 2-Zellenstadiums. In diesen ist, wie durch die folgenden Beobachtungen wahrscheinlich gemacht werden kann, für die Anordnung der Haken die Stellung, welche dieselben in den Furchungsspindeln einnahmen, bis zu einem gewissen Grade maßgebend. Es zeigt sich, wenn wir die Tochterplatten beider Spindeln miteinander vergleichen, daß die Stellung der Haken unter sich und in Rücksicht auf die ganze Chromosomenplatte bei beiden Spindeln nicht genau, aber ungefähr die gleiche ist. Leider konnte ich nur *Strongylocentrotus* untersuchen, welcher, da er nur ein paariges und in dem einen Eitypus noch ein unpaares sicher erkennbares Element besitzt, weniger geeignet ist als *Echinus*. Ich habe 17 Keime untersucht. Leider sind Polansichten der Chromosomenplatten, die zur Feststellung der Lagebeziehungen am günstigsten wären, nicht verwendbar, weil wir in ihnen die Haken nicht sicher erkennen können. Man kann jedoch bei Spindeln in Seitenansicht durch scharfe Einstellung den Vertikalabstand an der Teilung der Mikrometerschraube ablesen und daraus, zusammen mit dem Horizontalabstand, die wirkliche Entfernung zwischen den Haken abschätzen. Der Durchmesser der Äquatorialplatte ist annähernd immer derselbe. Bei 5 μ dicken Schnitten wird die Chromosomenplatte je nach ihrer Lage in zwei oder drei Stücke zerlegt, woraus sich dann unter Abzählung der in jedem Schnitt enthaltenen Chromosomen und unter Berücksichtigung der Lage des Hakens im Schnitt selbst die Lagebeziehung desselben in der ganzen Platte verhältnismäßig leicht und sicher feststellen läßt. Zudem bietet das Abzählen der Chromosomen eine Möglichkeit, die Schnitte auf ihre gleichmäßige Dicke zu kontrollieren. Das Stadium der 17 zur Untersuchung verwendeten Spindelpaare ist überall das gleiche: mittlere Metaphase. Um die Lage der fraglichen Elemente darzustellen, wurde aus den von der Seite gesehenen Schnitten eine Polansicht rekonstruiert. Die beistehenden Textfiguren 1—7 geben Beispiele verschiedener Stellung. Der Kreis bezeichnet die Peripherie der Chromosomenplatte. Eigentlich wären nun die Haken als rundliche Querschnitte einzutragen. Um sie aber in ihrer Stellung mit Berücksichtigung der Orientierung beider Schenkel kenntlich zu machen, ferner, um die kleinen Haken von den großen unterscheiden zu können, wurden dieselben so eingetragen, als ob sie von der Seite zu sehen wären. Es entspricht also die Stellung der Haken im Kreis der Polansicht, die

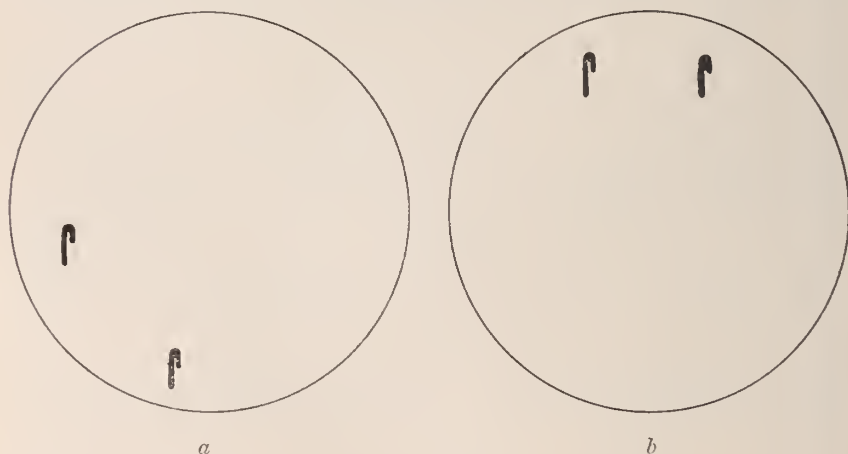
Stellung jedes Hakens für sich genommen aber der Seitenansicht, wie sie wirklich der Untersuchung vorlag.

Die beiden zu einer Figur gehörigen Bilder *a* und *b* geben je-

Textfig. 1.



Textfig. 2.

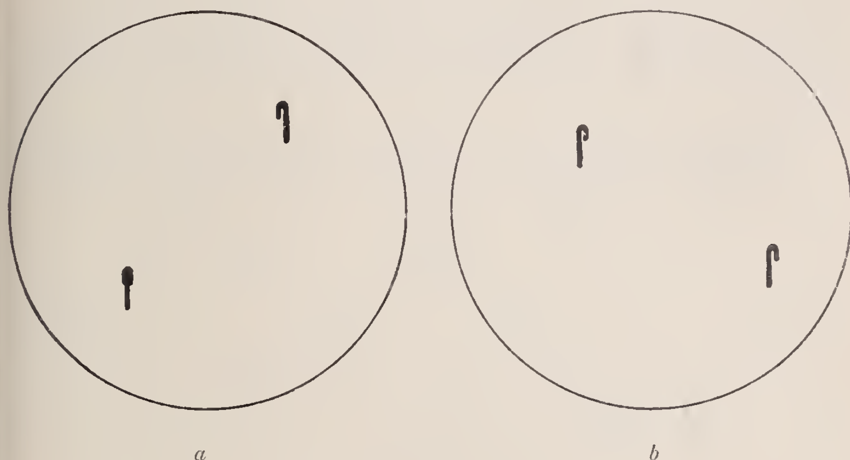


weilen die eine Polplatte der Spindeln beider Blastomeren wieder.

Die Figuren 1—3 beziehen sich auf den des kleinen Hakens entbehrenden Typus. ' Frappant ist besonders Fig. 1*a* und *b* mit den zwei dicht nebeneinanderliegenden Haken. In Fig. 2 liegen die Haken in mäßiger Distanz voneinander, beide an der Peripherie der Chromosomenplatte. In Fig. 3 liegen sie sich diametral gegenüber.

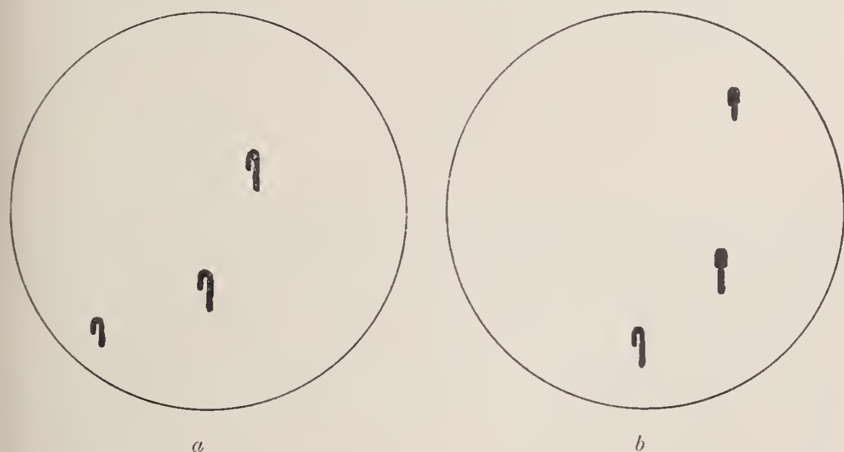
Instruktiver noch sind die Fig. 4—7. Sie gehören dem Typus mit kleinem Haken an, wodurch, da wir drei besonders charakterisierte Elemente zur Untersuchung heranziehen können, größere Mannigfaltigkeit möglich ist.

Textfig. 3.



a *b*

Textfig. 4.



a *b*

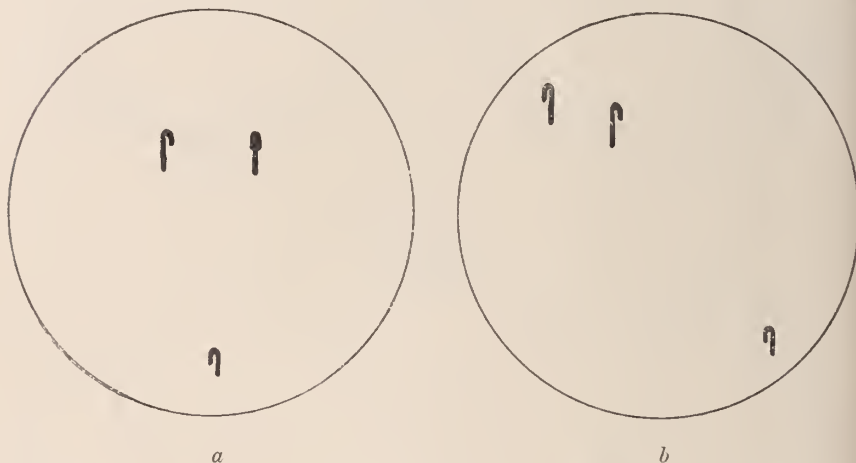
Fig. 4 zeigt die drei Haken in gleichmäßigem Abstand voneinander; in Fig. 5 liegen die beiden langen Haken näher beieinander, der kurze entfernter. In Fig. 6 dagegen liegt der kurze neben einem langen und von beiden in weiterer Entfernung an der Peripherie der

Platte der zweite lange Haken; ebenso in Fig. 7, die sich von 6 nur durch die stärker periphere Lage der drei Chromosomen unterscheidet.

Überblicken wir die ganze Reihe der Figuren, so ist zunächst zu konstatieren, daß die Lage der drei Chromosomen in beiden Spindeln ungefähr dieselbe ist, daß die Teilfiguren jeweilen ungefähr zur Deckung gebracht werden können, aber erst dann, wenn sie gegeneinander gedreht werden, was einer Drehung des Kernes als Ganzes entspricht.

Erwähnt sei, daß auch bei *Ascaris* (Nussbaum 1902, Fig. 13; zur Strassen 1906, S. 74) und bei den Bastarden von *Fundulus*

Textfig. 5.

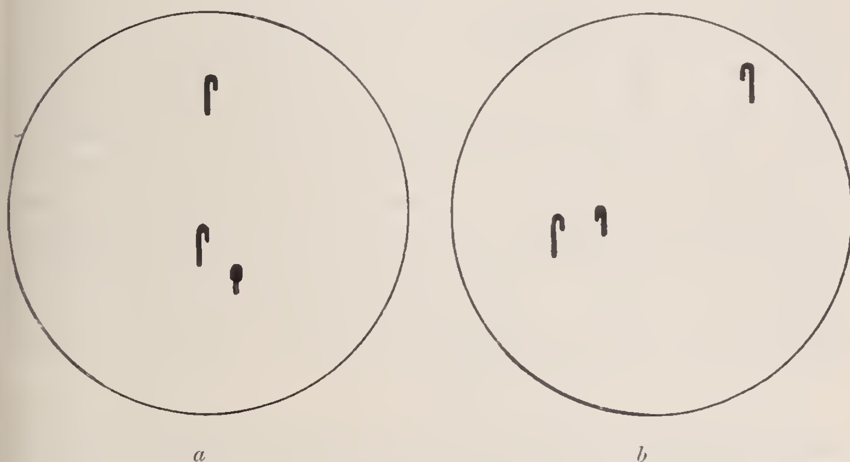


a *b*

und *Menidia* (Moenkhaus 1904; S. 47) Drehungen der Kerne während der Kernruhe des 2-Zellenstadiums festgestellt worden sind. Wir müssen unterscheiden zwischen Drehungen um die alte Teilungsachse, also senkrecht zum späteren Äquator der Spindel und solchen, die in der Äquatorialebene der Spindel selbst stattfinden. Die letzteren können nur Drehungen der Chromosomenplatte als Ganzes (z. B. Fig. 2*a* und *b*) verursachen, ohne daß die Stellung der Chromosomen unter sich beeinflußt würde. Drehungen senkrecht zum Spindeläquator aber verändern die Stellung der Chromosomen unter sich. Zwei Chromosomen können, auch wenn sie voneinander beträchtlichen Abstand haben, dennoch in der Äquatorialplatte einander benachbart werden, wenn sie nur beide zur Zeit der Kernauflösung nahe der Spindelachse liegen. Eine solche Lagerung aber kann dadurch

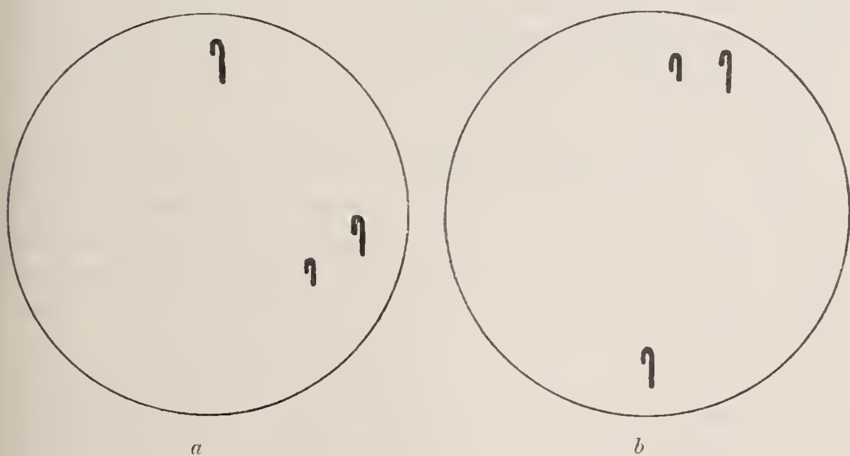
herbeigeführt werden, daß sich der Kern senkrecht zur Ebene des Spindeläquators dreht. Die Abstände zwischen den einzelnen Chro-

Textfig. 6.



a *b*

Textfig. 7.



a *b*

mosomen bei der Kernauflösung kommen eben nur in dem Maß in der Äquatorialplatte zur Geltung, als sie in der Projektion auf die Ebene des Äquators vorhanden sind. Distanzen in der Richtung der Spindelachse müssen, da im Stadium der Äquatorialplatte alle Chromosomen in einer Ebene liegen, verschwinden. Auf diese Verhält-

nisse können wir wohl manche Ungenauigkeiten, wie sie in Fig. 5 und 6 vorhanden sind, zurückführen.

Aus der Literatur sind vor allem die Beobachtungen von Boveri an *Ascaris* (1888 b) zu erwähnen, mit denen meine Mitteilungen gut zusammengehen. Eine so genaue Übereinstimmung wie bei *Ascaris*, diesem ganz einzigartigen Fall, ist natürlich bei den Echiniden ausgeschlossen. Dort handelt es sich um die Mutterchromosomen kurz vor der Auflösung der beiden aus der ersten Spindel hervorgegangenen Kerne, bei unserm Objekt aber um die Chromosomen der Tochterplatten in den Spindeln der beiden Blastomeren. Immerhin läßt sich doch aus der korrespondierenden Stellung der besonders geformten Chromosomen in beiden Blastomeren auf eine entsprechende Ausgangsstellung schließen, was nur dadurch zu erklären ist, daß sich die Chromosomen, welche zu Ende der Furchungsspindel in gleicher Stellung in die Tochterkerne eingegangen sind, während der Kernruhe als dauernde Bezirke erhalten.

Ein zweites Moment, welches uns erklärt, weshalb die Genauigkeit bei unserm Objekt nicht dieselbe ist wie bei *Ascaris*, liegt in der Art und Weise, wie die Chromosomen in den ruhenden Kern eingehen. Wir sehen, wie jedes kompakt stäbchenförmige Element zu einem erst wurstförmigen, zuweilen in mehrere Abschnitte[1]) eingeschnürten und dann rundlichen Bläschen wird. Aus diesem entstehen, durch sukzessive Verschmelzung größere Bläschen und daraus endlich der Kern.

Montgomery hat für *Peripatus* Ähnliches beschrieben (1900, S. 350). »In the anaphases of many ova and spermatids, after the last maturation division, each chromosome passes through a stage where it assumes the form of a small vesicle distinct from the vesicles formes by the other chromosomes, so that the nucleus appears to be made up of as many such vesicles as there are chromosomes«.

---

[1]) Möglicherweise stehen diese Abschnitte in Beziehung zu den Chromomeren. Genaue Zählungen vermochte ich allerdings nicht durchzuführen. Als das Wahrscheinlichste kann aber wohl gelten, daß jeder Abschnitt einem Chromomer entspricht. Daß die Zahl derselben nicht für alle Elemente dieselbe ist, dürfte angesichts der großen Längendifferenzen der Chromosomen kaum bezweifelt werden. Es sei an dieser Stelle auch auf die schon oben genannten, gedehnten Chromosomen der Fig. 5a (Tafel XXXVII) aufmerksam gemacht. An jedem von ihnen sind sechs bis sieben knotige Verdickungen zu erkennen. Es ist wohl denkbar, daß die Dehnung hauptsächlich auf Rechnung der achromatischen Bindung zwischen den einzelnen Chromomeren kommt, wodurch diese als knotige Verdickungen hervortreten.

Anders ist der Vorgang bei *Ascaris* und ebenso bei *Salamandra* (Rabl, 1885, S. 323 ff.). Die Chromosomen sind noch nach der Bildung einer alle Elemente umschließenden Kernmembran sichtbar. Erst allmählich tritt an ihre Stelle ein gleichmäßigeres Netzwerk. Auch für *Brachystola* treffen nach den Mitteilungen von Sutton (1900, S. 155) diese Verhältnisse zu. Dadurch, daß die Chromosomen der Echiniden erst im Zustande von Bläschen zu einem einheitlichen Kern verschmelzen, ist eine Lageveränderung der Bläschen gegeneinander, vornehmlich durch das Bestreben, sich zu einem runden Körper zusammenzuschließen, nicht nur ermöglicht, sondern sogar wahrscheinlich. Ich halte nach Berücksichtigung aller dieser Momente den folgenden Schluß für gerechtfertigt: Wir dürfen es als wahrscheinlich annehmen, daß aus dem Bezirk, welcher jedem Chromosoma zu Anfang der Kernruhe entspricht, wieder ein bestimmtes Chromosoma hervorgeht, das wir mit jenem identifizieren dürfen.

Es ist hier der Ort, noch einige Erörterungen anzuknüpfen, welche in früheren Kapiteln nur gestreift wurden. Ich habe schon hervorgehoben, daß die Hakenchromosomen nach der Kernruhe nicht als Haken, sondern als stäbchenförmige Elemente erscheinen, jedoch dadurch spezifisch sind, daß der Radienansatz an einem mittleren Bereich stattfindet. Die Hakenform selbst bleibt während der Kernruhe demnach nicht erhalten, vielmehr nur eine Eigenschaft, welche jedesmal wieder die Hakenform der Tochterchromosomen bedingt. Unser Objekt steht hier im Gegensatz zu *Salamandra*, wo, nach Rabl, angenommen werden muß, daß auch im Ruhestadium die winkeligen Biegungen erhalten bleiben.

Eines der auffallendsten Merkmale der paarigen Hakenchromosomen ist die außerordentliche Länge. Es wird dadurch eine Annahme nahegelegt, welche ich jedoch nur als Möglichkeit, als reine Vermutung aussprechen möchte, ohne vorläufig weiteren Wert darauf zu legen, daß nämlich die Hakenchromosomen gar keine einheitlichen Elemente darstellen, sondern aus zwei verschieden langen, aber stets miteinander verbundenen Individuen bestehen. An beide Chromosomen würden sich die Radien am Ende ansetzen, und dadurch, daß die beiden Individuen mit diesen Enden verbunden wären, käme die mittelständige Faseranheftung zustande.

Mc. Clung (1905) hat Verhältnisse beschrieben, welche für uns, besonders in Hinsicht auf das unpaare Element, von Interesse sind.

Dieser Autor fand bei mehreren Orthopterenspecies komplexe, in den einfacheren Fällen (*Hesperotettix*) bivalente Chromosomen, dadurch entstanden, daß sich das accesorische Chromosom mit einem andern Element verbindet, was Mc. Clung als »a previous synapsis of chromosomes in the Spermatogonia« (S. 308) ansieht. Bei der Spaltung »this multiple chromosome separates at the point where the two chromosomes were united in the spermatogonia, so that to each end of the spindle there goes one of the spermatogonial elements, but the accessory chromosome, on the contrary, becomes a member of only one of the daughter nuclei« (S. 309). Es wäre nicht unmöglich, daß sich beim unpaaren Element der beiden Echinidenspecies zu diesem Verhalten eine Parallele fände.

Ich habe schon weiter oben kurz darauf hingewiesen, daß in den Eiern mit drei hufeisenförmigen Elementen das eine derselben sich in seiner Bedeutung wesentlich von den andern unterscheiden muß. Es ist nur in der Einzahl vorhanden und nicht in allen Eiern, während die beiden andern, deren paariges Vorkommen in der Herkunft von den beiden Vorkernen begründet liegt, in allen Eiern vorkommen. Wir müssen also annehmen, daß die Chromosomenform mit der Funktion des Chromosomas in den von uns untersuchten Stadien in keiner Beziehung steht, und daraus ziehen wir den wichtigen Schluß: der qualitativen Verschiedenheit entspricht nicht notwendigerweise eine morphologische. Was wir an den Chromosomen sehen, sind offenbar nur die allergröbsten Verhältnisse. In die innere Struktur, welche mit der Funktion in Beziehung steht, haben wir keinen Einblick gewonnen. Ohne Zweifel müssen wir die Haken- und die Hufeisenchromosomen als solche von spezifischer Art ansehen, und es scheint mir lehrreich zu sein, daß wir in den Hufeisenchromosomen einen Fall vor uns haben, wo wir sogar trotz gleicher Größe und Form auf verschiedene Funktion schließen müssen[1]. Um so mehr dürfte es gerechtfertigt sein, in den verschiedenen Größentypen der Stäbchenchromosomen einen äußeren Ausdruck innerer Verschiedenheit zu sehen.

VIII. Die mehrpoligen Mitosen.

Als Material standen mir hier nur Eier von *Strongylocentrotus lividus* zur Verfügung. Ohne Zweifel wäre *Echinus microtuberculatus*

---

[1] Eine gleiche Annahme haben wir auch für die im männlichen Geschlecht vorkommenden gleichgroßen Idiochromosomen der Hemipterengattung *Nezara* (Wilson; 1906 S. 21) zu machen.

ein günstigeres Objekt, da unter dessen Chromosomen unter Umständen drei, zum mindesten aber zwei, bei *Strongylocentrotus* aber nur ein Paar von besonders geformten Chromosomen auftritt.

Von den Ergebnissen der bisherigen Abschnitte sind folgende für den vorliegenden Gegenstand von Wichtigkeit:

1. Unter den 18 Chromosomen jedes Vorkernes ist bei *Strongylocentrotus* ein spezifisches Chromosoma vorhanden, welches wir in den Tochterplatten als sogenannten »langen Haken« wiederfinden.

2. Es gibt zwei Typen von Eikernen:

solche, die außer dem langen Haken nur stäbchenförmige Elemente enthalten;

solche, bei denen unter den 18 Elementen außer dem langen Haken noch ein kürzeres hakenförmiges Element vorkommt.

Es ist klar, daß die Untersuchung der dispermen Eier für die Richtigkeit dieser Sätze die Probe liefert. Bekanntlich werden mehrpolige Mitosen dadurch erzielt, daß man Eier mit viel Sperma befruchtet. Dadurch wird erreicht, daß zuweilen statt eines Spermatozoons zwei eindringen, und indem sich jedes Spermacentrum in zwei Tochtercentren teilt, im Ei vier Strahlungen auftreten, welche sich meistens zu einer regelmäßigen vierpoligen Figur, einem Tetraster, verbinden. Diese Eier teilen sich dadurch, daß zwischen den vier Polen Furchen einschneiden, simultan in vier Tochterzellen (Fol 1879, S. 287 ff.; O. und R. Hertwig 1887, S. 13 ff.; Driesch 1892, S. 29 ff.; Boveri 1907 u. a. O.).

Dieser Verlauf läßt sich, wenn auch nur in einem gewissen Prozentsatz von Eiern, abändern. Werden nämlich die Eier nach der Befruchtung geschüttelt, so werden die Spermacentren in manchen Fällen von der typischerweise eintretenden Teilung in zwei Tochtercentren abgehalten. Dadurch, daß diese Beeinflussung bei einem der zwei eingedrungenen Spermien eines doppelbefruchteten Eies gelingt, entwickeln sich, wie Boveri (1903, S. 70; 1907, S. 21) dargelegt hat, nur drei anstatt vier Sphären, und durch Verbindung dieser drei entsteht ein dispermer Triaster, wie ihn bereits Morgan (1895) an geschüttelten Eiern beobachtet hatte. In dem mir von Herrn Professor Boveri zur Verfügung gestellten Material von *Strongylocentrotus lividus*, auf welches sich meine Untersuchung der mehrpoligen Mitosen stützt, tritt ferner, wie ich (1908, S. 296 ff.) mitgeteilt habe, eine Neigung der Centrosomen zu Frühteilungen auf. Das Centrosoma der einen Sphäre einer normalen zweipoligen Spindel bildet — öfters vor Ausbildung der Äquatorialplatte — zwei Tochter-

centrosomen. Dadurch wird aus der zweipoligen Spindel eine dreipolige, und wenn dies während der Prophase geschieht, kann eine Verteilung der Chromosomen auf alle drei Pole stattfinden. Wir können eine auf diese Weise entstandene Figur als monospermen Triaster bezeichnen. Weiter können mehrpolige Figuren in dispermen Eiern dadurch entstehen, daß sich der eine Spermakern, nachdem er zuerst isoliert geblieben ist, mit der einen seiner Sphären mit denjenigen der Furchungsspindel zu einem Triaster verbindet, ohne daß aber sein Chromatin zwischen die drei Sphären aufgenommen wird (vgl. O. und R. Hertwig 1887; Taf. I, Fig. 18). Der Entwicklungszustand des gesonderten Spermachromatins ist in diesen Fällen verschieden: Bald hält seine Entwicklung mit derjenigen des Triasters Schritt, bald ist sie stehengeblieben. Ich werde von beiden Modifikationen Beispiele geben.

Es ist leicht ersichtlich, daß sich diese verschiedenen Figuren nach dem Chromosomenbestand, welcher in die mehrpolige Figur aufgenommen wurde, in zwei Gruppen scheiden lassen: Solche, bei welchen die Chromosomen zweier Vorkerne und solche, bei denen die Elemente dreier Vorkerne in die Figur aufgenommen wurden. Von diesen werden die zuerst genannten, da jeder Vorkern 18 Chromosomen liefert, im Äquatorialplattenstadium 36, im Stadium der Metaphase — nach Spaltung der Elemente — 72 Chromosomen besitzen. Die Figuren mit drei Vorkernen aber enthalten 54 und im Stadium der Metaphase, welches für uns hauptsächlich in Betracht kommt, 108 Chromosomen.

Wie wir gesehen haben, befindet sich unter den 18 Chromosomen jedes Vorkernes ein Element, von dem sich der während der Metaphase in jeder Tochterplatte erscheinende lange Haken ableitet. Nach der Spaltung trifft somit auf die $2 \times 18 = 36$ einem Vorkern entsprechenden Chromosomen ein Paar langer Haken. Wir müssen also, wenn anders unsre in den früheren Kapiteln mitgeteilten Beobachtungen und Schlüsse richtig sind, in den mehrpoligen Mitosen stets soviel lange Hakenpaare vorfinden, als Vorkerne in die Figur aufgenommen worden sind, d. h. bei 72 Chromosomen müssen zwei Hakenpaare, bei 108 Chromosomen aber drei Hakenpaare auftreten.

Neben den langen Haken kommt, wie wir festgestellt haben, ein kürzerer vor, jedoch nur in den Eiern des einen Typus. Bezüglich seiner Herkunft ergab sich als wahrscheinlich, daß er aus dem Eikern hervorgeht. Darnach ist vorauszusagen, daß er in den einen mehrpoligen Mitosen vorkommen, in andern aber fehlen wird, je-

nachdem ein Eikern des einen oder des andern Typus vorliegt, daß er aber stets nur in einem Paar vertreten sein kann.

Ich habe von den mehrpoligen Mitosen einige in jeder Hinsicht möglichst genaue Abbildungen und außerdem eine größere Zahl von Schemata gegeben, in welche nur die Hakenelemente eingetragen sind, außerdem aber an jedem Pol durch eine Ziffer angegeben ist, wie viele Chromosomen ihm im ganzen zufallen.

In einigen Fällen konnten die Chromosomenzahlen der einzelnen Spindeln festgestellt werden. Die Ziffern befinden sich dann in der Mitte zwischen den Polen.

Fig. 18 (Tafel XXXVIII) stellt eine dreipolige Figur dar, zwischen deren drei Sphären nur die Chromosomen zweier Vorkerne — des Eikernes und eines Spermakernes — enthalten sind. In das Ei sind zwei Spermien eingedrungen, von denen aber nur der Kern des einen sich zusammen mit dem Eikern weiterentwickelte, während der andre (Sp_2) unaufgelöst blieb. Es sind in typischer Weise vier Sphären vorhanden, deren Lage durch punktierte Kreise angegeben ist. Die eine der beiden zu dem unentwickelten Spermakern gehörenden Sphären ist an der mehrpoligen Figur beteiligt. Sie bildet zusammen mit den zwei von dem andern Spermium stammenden Polen einen Triaster, welcher gemäß dieser Entwicklung nur $2 \times 36 = 72$ Chromosomen enthält. In der Tat konnten 73 Elemente gezählt werden, was mit der postulierten Zahl genügend übereinstimmt. (Die Chromosomenzahlen sind auch hier für jeden Pol in den die Sphäre darstellenden Kreis eingetragen.) Unter diesen 72 Chromosomen müssen sich zwei Paare langer Haken vorfinden. Auch dies bestätigt sich: es sind vier Haken vorhanden, so angeordnet, daß der Pol mit 24 Elementen zwei, die beiden andern je einen erhalten. Ferner finden wir zwischen den Sphären mit 24 und 27 Chromosomen ein Paar kleiner Haken: entsprechend dem unpaaren hakenförmigen Element, welches für den einen Eitypus charakteristisch ist. Weitere hakenförmige Chromosomen sind nicht nachweisbar.

In Fig. 19 (Taf. XXXVIII) haben wir ebenfalls eine dreipolige Figur, welche aber im Gegensatz zu der eben besprochenen als dispermer Triaster zu bezeichnen ist, da sie neben den Elementen des Eikernes diejenigen von zwei Spermakernen enthält. Die Anzahl der Chromosomen beträgt also nach der Spaltung $2 \times 54 = 108$ Elemente. Die drei Pole erhalten 42, 31 und 35 Chromosomen. Die Zahl der Haken entspricht der Zahl der Vorkerne. Wir finden drei Hakenpaare, gleichmäßig auf die drei Spindeln verteilt, so daß

jede Sphäre zwei Haken enthält. Kleine Haken sind nicht vorhanden.

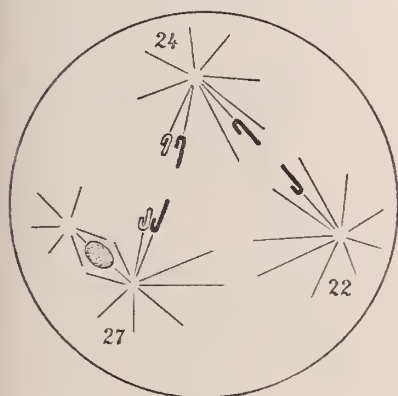
In Fig. 20 (Taf. XXXVIII) ist ein Tetraster dargestellt. Die Zahl der Vorkerne, die in denselben eingegangen sind, beträgt drei, wie beim dispermen Triaster: ein Eikern und zwei Spermakerne. Dementsprechend konnten 108 Chromosomen gezählt werden, welche, da außer den vier Seitenspindeln noch eine starke Diagonalspindel vorhanden ist, ziemlich ungleich verteilt werden. Die Pole der diagonalen Spindel erhalten 36 und 32, die beiden andern 26 und 14 Chromosomen. Die langen Haken sind in drei Paaren vorhanden, und zwar so, daß zwei Pole je einen und zwei Pole je zwei Haken erhalten. Kleine Haken sind nicht da. Wir sehen hier deutlich ausgeprägt, daß die Hakenverteilung mit der Verteilung der übrigen Chromosomen durchaus nicht in Übereinstimmung zu stehen braucht. Auf die Sphäre, der nur 14 Elemente zukommen, d. h. etwa $^1/_8$ der Gesamtchromosomenzahl, treffen zwei Haken = $^1/_3$ der Gesamtzahl dieser Elemente.

Ein weiterer Tetraster, aber ohne Diagonalspindel, ist in Fig. 21 (Taf. XXXVIII) abgebildet. Ich zählte 109 Chromosomen, worunter drei Paar langer und ein Paar kurzer Haken. Die Verteilung dieser besonderen Elemente ist unregelmäßiger als in Fig. 20, indem ein Pol (mit 26 Chromosomen) drei, der zweite (32) zwei, der dritte (22) einen und der vierte (29) keinen langen Haken erhält. Das kleine Hakenpaar liegt zwischen Pol (32) und (29). Wir haben hier den einzigen Fall vor uns, wo die Zahl der Haken nicht ganz zweifellos feststellbar ist. Zwischen b und c befindet sich nämlich ein Paar von langen, im Äquator noch zusammenhängenden Chromosomen, deren den Sphären zugewandte Enden auffallend verdickt sind und in zweierlei Weise gedeutet werden können. Es kann ein Hakenpaar sein und die Verdickung darin ihre Ursache haben, daß sich der kurze Schenkel mit dem langen deckt. Es ist aber auch die Annahme zulässig, daß wir es hier mit einem Paar besonders langer und überdies gedehnter, stäbchenförmiger Chromosomen zu tun haben. Dafür spricht die Schmächtigkeit des ganzen Chromosomas sowie besonders der Umstand, daß das verdickte Ende nicht dicker ist als ein gewöhnliches stäbchenförmiges Element, während ein hakenförmig umgeschlagenes Ende, auch wenn sich beide Schenkel decken, eine beträchtlichere Dicke besitzt. Ferner kam bei andern, gedehnten Chromosomen, bei denen die Stäbchennatur nicht fraglich erscheinen konnte, zuweilen vor, daß das Ende, an dem der Radius der Sphäre ansetzt, gegenüber dem übrigen Teil des Elements etwas abgesetzt erschien,

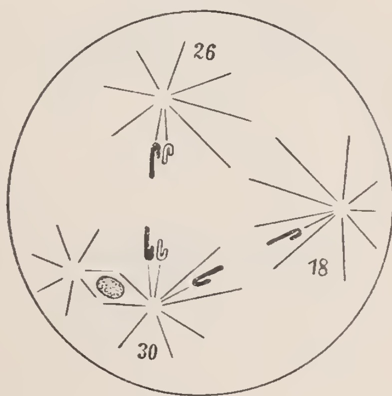
wie es auch in unserm Fall zum Ausdruck kommt. Berücksichtigen wir auch noch, daß die längsten stäbchenförmigen Chromosomen häufig an ihrem Ende etwas abgebogen sind, so glaube ich, daß wir das in Rede stehende Chromosomenpaar von Fig. 21 zu den stäbchenförmigen Elementen zu zählen haben. Wir. können danach auch für diesen unter 25 mehrpoligen Figuren einzigen unsicheren Fall drei Paare langer Haken annehmen, wie es für alle übrigen mit Sicherheit konstatiert werden konnte.

Fig. 22 (Taf. XXXVIII) stellt einen dispermen Tetraster andrer Art dar. Die Sphären liegen nicht, wie bei den bisher erwähnten, alle in

Textfig. 8.



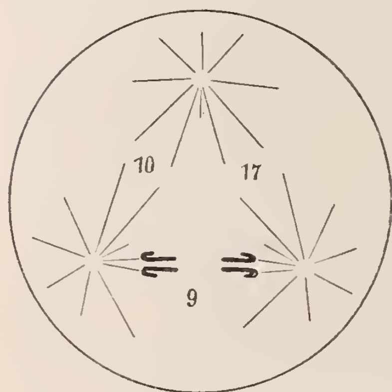
Textfig. 9.



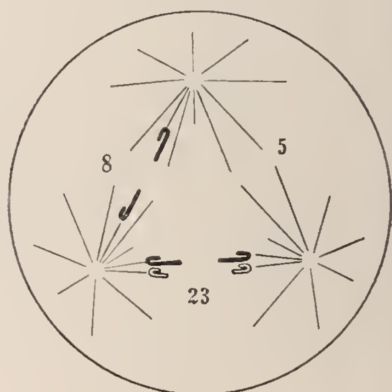
einer Ebene, sondern in den Ecken eines Tetraeders, dessen Kanten von den Spindeln gebildet werden. Figuren dieser Art sind von Driesch (1892, S. 32) erwähnt und von Boveri (1907, S. 12ff.) eingehender beschrieben worden (gekreuzte oder tetraedrische Tetraster). In unsrer Figur ist die Orientierung derart, daß drei Pole mit drei Spindeln parallel zur Schnittfläche liegen, während der vierte Pol tiefer liegt und mit seinen Chromosomen in heller Tönung eingezeichnet ist. Alle drei langen Hakenpaare liegen in einer Spindel, während eine andre Spindel ein kurzes Hakenpaar enthält. Die Verteilung der Haken ist hier somit höchst ungleich. Der Pol mit 30 Chromosomen bekommt drei lange, hakenförmige Elemente, derjenige mit 26 drei lange und ein kurzes, der mit 27 Elementen ein kurzes. Der vierte Pol aber bekommt nur 24 stäbchenförmige Chromosomen. Im ganzen konnten 107 Elemente nachgewiesen werden.

Zur Illustration der Verteilungsweise der Hakenchromosomen dienen die Textfiguren 8—24, welche die mehrpoligen Mitosen in schematischer Weise wiedergeben. Die ihnen zugrunde liegenden Eier wurden alle genau untersucht, die zahlenmäßige Verteilung aller Chromosomen sowie die Verteilung der Haken auf die Pole festgestellt und in die beistehenden Schemata eingetragen. Ich beginne mit den monospermen dreipoligen Figuren. In Fig. 8 ist der in Fig. 18 (Taf. II) genau abgebildete Fall schematisch dargestellt. Eine gleiche Figur, jedoch mit andrer Chromosomen- und speziell auch Hakenverteilung ist in Fig. 9 wiedergegeben.

Textfig. 10.



Textfig. 11.

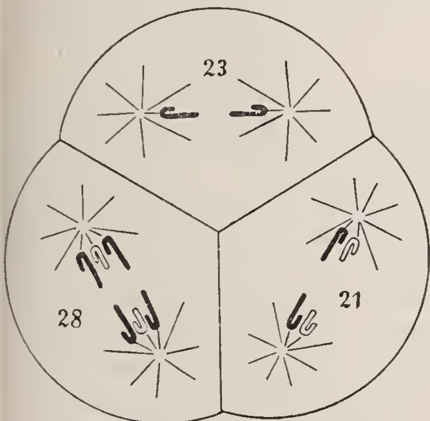


Monosperme Triaster im eigentlichen Sinne sind die Textfig. 10 und 11. Besonders Fig. 10 fällt dadurch auf, daß gerade die Spindel mit der geringsten Chromosomenzahl (9) beide Haken enthält, während die beiden andern Spindeln in dieser Hinsicht leer ausgehen. Kleine Haken sind nicht vorhanden. In Fig. 11 ist bei noch ungleichmäßigerer Chromosomenverteilung die Hakenverteilung regelmäßiger, indem jeder Pol wenigstens eins der fraglichen Elemente erhält. Außer den langen besitzt diese Figur auch ein kurzes Hakenpaar. Berücksichtigen wir nur die langen Haken, so sind mit diesen beiden besprochenen Figuren die Verteilungsmöglichkeiten erschöpft.

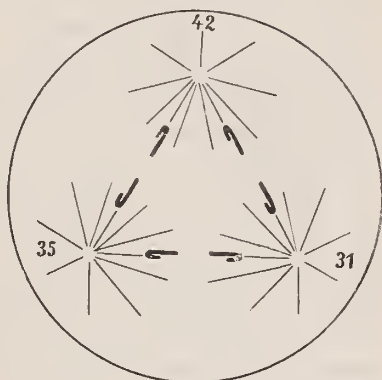
Ein Folgestadium zu Typus Fig. 11 gibt Textfig. 12. Das Ei hat sich zum Simultandreier entwickelt, und wiederum sehen wir in den Spindeln der Blastomeren die Haken auftreten. Wir finden in allen drei Zellen zusammen 144 ($= 2 \times 72$) Chromosomen. Es muß da-

nach im ungeteilten Ei ein monospermer Triaster vorhanden gewesen sein. Für diesen haben wir in unserm Stadium acht lange und eventuell vier kurze Haken zu postulieren. Dies wird durch die Figur genau bestätigt. Eine Regulation[1]) der Chromosomenzahl ist

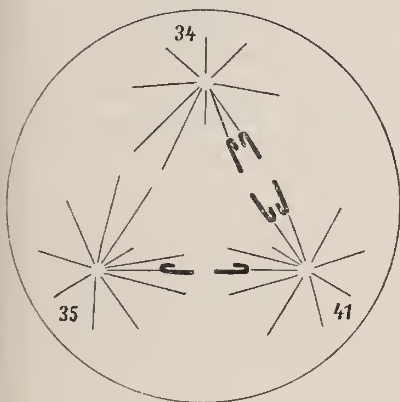
Textfig. 12.



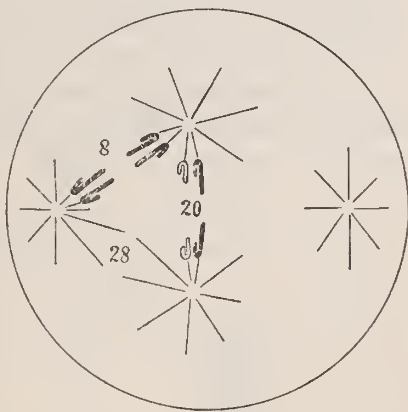
Textfig. 13.



Textfig. 14.



Textfig. 15.



nicht eingetreten. Jede Blastomere produziert wieder soviele Chromosomen und darunter soviele Haken, als sie erhalten hat.

Von den selteneren, dispermen Triastern konnte ich zwei Verteilungstypen feststellen. Fig. 13 gibt eine Figur mit gleichmäßiger

[1]) Vgl. Boveri 1888b, S. 175; 1905b; 1907. Stevens 1902.

Hakenverteilung wieder. Jeder Pol erhält zwei dieser Elemente. Es sei betont, daß wir hier den einzigen Fall einer mehrpoligen Figur vor uns haben, bei der — in bezug auf die Hakenchromosomen — alle drei Pole gleichgestellt sind. In Textfig. 14 ist der andre Typus dargestellt: ein Pol — mit der Mehrzahl der Chromosomen: 41 — bekommt drei, der andre zwei und der dritte nur einen langen Haken. Ein dispermer Triaster, bei dem alle drei Hakenpaare in einer Spindel liegen, wurde nicht gefunden.

Hier sei eine tetracentrische Figur angeschlossen (Textfig. 15), welche dadurch den Triastern verglichen werden kann, daß nur drei Sphären durch Spindeln, welche Chromatin enthalten, verbunden sind. Die vierte Sphäre ist isoliert. Die Verteilung der langen Haken ist derart, daß ein Pol (mit 28 Chromosomen) drei, der andre (36) zwei und der dritte (48) einen Haken bekommt. In der Spindel (20) ist ein Paar kleiner Haken vorhanden. Bemerkenswert ist bei dieser Figur, daß die Spindel mit zwei Hakenpaaren außerdem nur noch sechs stäbchenförmige Chromosomen enthält. Der Pol mit weitaus den meisten Chromosomen (48) ist der an Haken ärmste. Also auch hier: keinerlei Beziehung zwischen der Verteilung der Gesamtheit der Chromosomen und derjenigen der Haken.

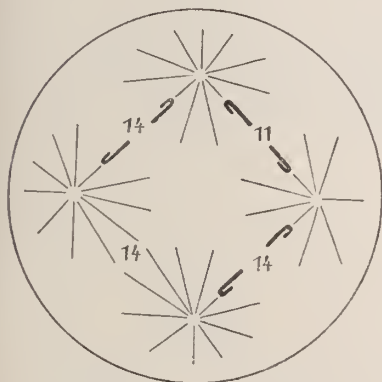
Unter den dispermen Tetrastern treffen wir die reichste Mannigfaltigkeit an. Wir haben nicht nur Tetraster einfachster Form, wo vier Spindeln in den Seiten eines Quadrates liegen, sondern oft sind zwei sich gegenüberliegende Pole vermittelst einer Diagonalspindel, zuweilen sogar alle vier Pole außer durch Seitenspindeln auch durch zwei Diagonalspindeln verbunden (vgl. Baltzer, 1908a).

Tabelle VI.

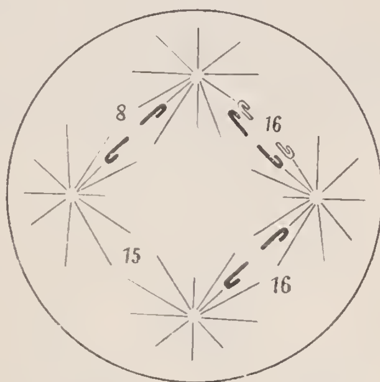
Nr.		Pol a	Pol b	Pol c	Pol d	Total
1	Chromos.	27	30	24	28	109
	Haken	2	1	1	2	
2	Chromos.	30	29	16	28	113
	Haken	2	1	1	2	
3	Chromos.	25	25	30	26	106
	Haken	2	1	1	2	
4	Chromos.	23	28	30	26	107
	Haken	2	1	1	2	
5	Chromos.	27	26	29	26	108
	Haken	2	1	1	2	

Den einfachsten und häufigsten Typus vertritt Textfig. 16. Jedes Hakenpaar liegt in einer andern Spindel, so daß zwei Pole je zwei und die beiden andern je einen Haken bekommen. Außerdem ist diese Figur durch besonders regelmäßige Chromatinverteilung charakterisiert. Für die einzelnen Pole konnten 28, 28, 25 und 25 Elemente nachgewiesen werden. Auf S. 616 sind die Chromosomenzahlen für fünf weitere Tetraster dieses Typus zusammengestellt (Tabelle VI). Jeweilen der erste und der vierte Pol erhält zwei Haken. Kleine Haken sind nicht vorhanden. — In Fig. 17 kehrt der gleiche Typus wieder, nur kommt noch ein kleines Hakenpaar hinzu. Die Verteilung der Chromosomen ist relativ regelmäßig.

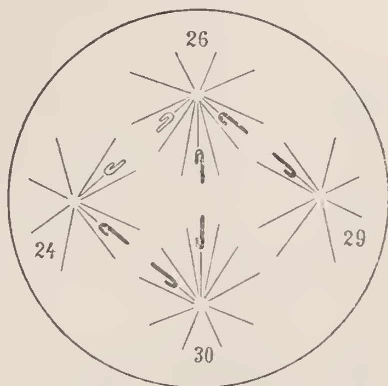
Textfig. 16.



Textfig. 17.



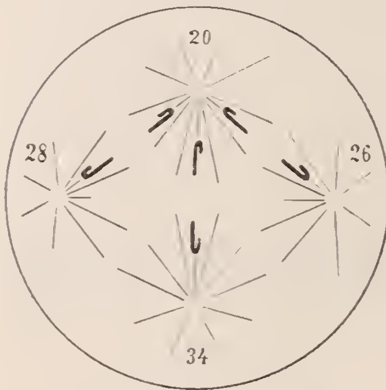
Textfig. 18.



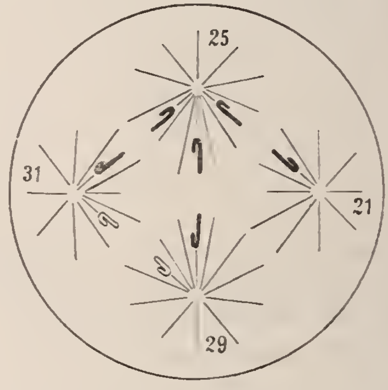
An diese Tetraster, welche nur Seitenspindeln haben, mögen nun die Formen mit einer Diagonalspindel angeschlossen werden. Zu der relativ gleichmäßigsten Verteilung führt Fig. 18, indem hier zwei Pole je zwei und die beiden andern Pole je einen langen Haken erhalten werden. Ein kleiner Haken ist vorhanden. Als eine Gruppe bieten sich Fig. 19 und 20 dar. Hier erhält ein Pol drei, die drei

übrigen je ein langes hakenförmiges Element. Das kleine Hakenpaar fehlt in Fig. 19, wohl aber ist es in Fig. 20 vorhanden. Die nächste Gruppe wird von Fig. 21 und 22 gebildet: Ein Pol mit drei, ein zweiter mit zwei, der dritte mit einem und der vierte ohne langen Haken. Von kleinen Haken ist in beiden Fällen ein Paar vorhanden. Fig. 22 verdient noch besondere Beachtung. Hier sind alle vier Pole zu einer einheitlichen Figur verbunden; jedoch erscheint der links liegende Pol gegenüber den drei andern sehr stark benachteiligt. Er erhält nur drei Chromosomen, die übrigen drei Pole aber 38, 30 und 36. Was die Hakenverteilung anbelangt, so befinden sich zwei Haken-

Textfig. 19.



Textfig. 20.

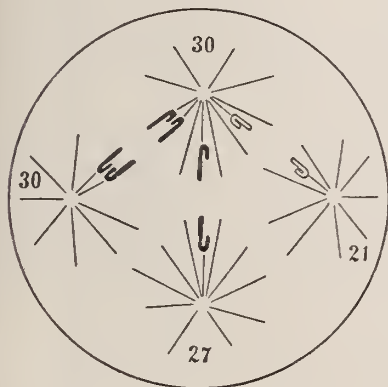


paare in der Diagonalspindel. Der links liegende Pol erhält keinen Haken.

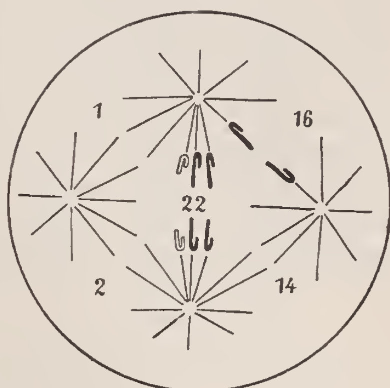
Als auffallend extremen Typus hinsichtlich der Verteilung der Haken ist noch Fig. 23 anzufügen. Alle drei Hakenpaare — kleine Haken sind nicht da — befinden sich in einer Spindel, so daß zwei Pole überhaupt keines dieser Elemente bekommen. Die Verteilung der stäbchenförmigen Chromosomen dagegen ist ziemlich gleichmäßig. Eine besondere Modifikation einer ebenen tetracentrischen Figur ist endlich in Fig. 24 dargestellt. Die vier Sphären sind nicht allseitig zu einem Spindelviereck verbunden. Die auf der rechten Seite befindliche Sphäre mit 18 Chromosomen bildet nur mit der oberen Strahlung eine chromosomenhaltige Spindel. Mit der unteren hängt sie nur durch eine achrome, spindelartige Bildung zusammen. Dieser Typus ist verwandt mit dem in Fig. 8 (S. 613) dargestellten. Hier wie dort blieb das Chromatin des einen Spermakernes gesondert. Der Unterschied

zwischen beiden besteht nur darin, daß im einen Fall der selbständig gebliebene Spermakern in seiner Entwicklung stehengeblieben ist, im andern, nun hier vorliegenden aber sich weiter entwickelt hat. Dadurch ist eine Spermakernspindel zustande gekommen, welche,

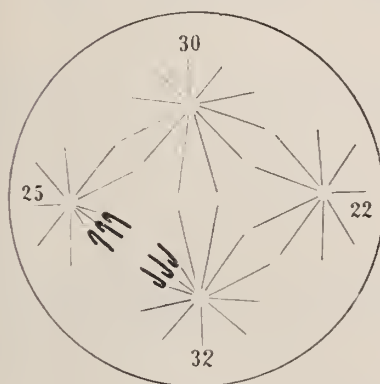
Textfig. 21.



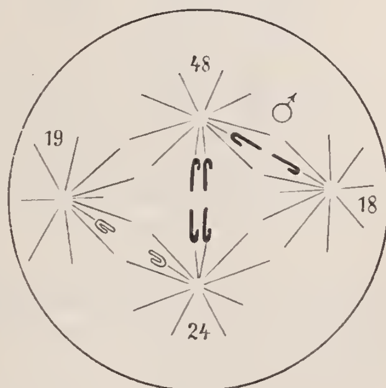
Textfig. 22.



Textfig. 23.



Textfig. 24.



wie zu erwarten, ein Paar langer Haken enthält, und deren eine mit den übrigen Sphären nicht verbundene Strahlung — in unsrer Figur zu äußerst rechts — naturgemäß 18 Chromosomen bekommt.

Die Reihe der ebenen tetracentrischen Figuren, welche beobachtet werden konnten, ist damit beendet. Es sind nur noch einige tetraedrische Tetraster zu erwähnen, von deren Abbildung jedoch abgesehen wurde. Da wir hier in der Regel sechs Spindeln entsprechend

den sechs Kanten des Tetraeders haben, welche alle für die Verteilung der Haken in Betracht kommen, so ist die Möglichkeit verschiedener Verteilung sehr mannigfaltig. Da aber auch bei günstiger Orientierung zur Schnittfläche niemals alle Spindeln parallel getroffen sein können, so ist das Studium schwieriger als bei den ebenen Tetrastern. Ich kann deshalb außer dem in Fig. 22 (Taf. XXXVIII) dargestellten nur drei sichere Fälle anführen, alle drei hinsichtlich der Hakenverteilung verschieden. Nur in einem Fall erhalten, wie Tab. VII zeigt, alle vier Pole einen oder mehrere Haken. In den beiden andern aber fehlen dieselben einer, ja sogar zwei Sphären. Die gefundene Zahl der Chromosomen weicht bei allen beschriebenen Fällen ziemlich stark von der richtigen Zahl 108 ab. Die Ursache ist sehr wahrscheinlich darin zu suchen, daß bei Spindeln, welche schief zur Schnittfläche stehen, die Wahrscheinlichkeit, daß Chromomosomen

Tabelle VII. Tetraedrische Tetraster.

Nr.		Pol a	Pol b	Pol c	Pol d	Total
	Chromos.	20	37	28	27	112
1	lange Haken	3	1	1	1	
	kleine Haken	—	1	1	—	
	Chromos.	27	31	22	24	104
2	lange Haken	2	2	2	—	
	kleine Haken	—	—	—	—	
	Chromos.	27	30	26	24	107
3	lange Haken	—	3	3	—	
	kleine Haken	1	—	1	—	

übersehen oder durchgeschnitten und als zwei ganze Elemente gezählt werden, bedeutend größer ist als bei parallel zur Schnittfläche stehenden Spindeln.

In Tabelle VIII sind die Chromosomenverteilungen der 17 dispermen, genau untersuchten Tetraster von ebenem und gekreuztem Typus zusammengestellt. Sie bestätigt in Verbindung mit den über die Hakenverteilung mitgeteilten Tatsachen durchaus den von Boveri aufgestellten Satz: »Die vier simultan entstehenden Zellen eines dispermen Tetrastereies enthalten nicht nur im Durchschnitt um $^1/_4$ weniger Chromosomen als die Blastomeren eines normalen Keimes, sondern auch im allgemeinen verschiedene Zahlen und, selbst bei gleicher Zahl, ganz verschiedene Kombinationen« (1907, S. 34). Bei

Tabelle VIII. Tetraster.

Ebener Tetraster-Typus.

Nr.	Pol a	Pol b	Pol c	Pol d	Total
1	30	24	28	27	109
2	30	39	16	28	113
3 (Textfig. 16)	28	28	25	25	106
4	29	26	27	26	108
5	30	26	23	28	107
6	30	26	25	25	106
7 (Textfig. 17)	32	24	23	31	110
8 (Textfig. 18)	30	29	26	24	109
9 (Textfig. 20)	31	29	21	25	106
10 (Textfig. 19)	34	26	20	28	108
11 (Textfig. 21)	30	30	27	21	108
12 (Textfig. 24)	48	18	19	24	109
13 (Textfig. 22)	39	31	39	3	112
14 (Textfig. 23)	32	25	30	22	109
Gekreuzter Tetraster-Typus.					
15	31	22	24	27	104
16	37	28	27	20	112
17	30	26	24	27	107
				Mittel	108,4

gleicher Chromosomenverteilung würde jeder Pol 27 Elemente bekommen. Von den 68 in den 17 Tetrastern vorhandenen Polen haben aber nur sechs diese Zahl erhalten. Alle übrigen — und damit auch die entsprechenden Blastomeren — bekommen teils mehr (im Maximum 48), teils weniger (Minimum 3). Die Furchung ist in den meisten Fällen voraussichtlich eine simultane Vierteilung. Nur für das Ei Nr. 13, in welchem ein Pol eine äußerst minimale Chromosomenzahl erlangt, ist eine Durchschnürung zwischen allen vier Polen nicht sicher vorauszusagen. Ich habe früher (1908a, Fig. 57 und 58) Fälle beschrieben, die wohl als ein Folgestadium zu dem hier vorliegenden betrachtet werden können. Es trat nur eine Furchung zwischen den drei chromatinreichen Polen ein.

Ebenso ist für den Fall Nr. 12, charakterisiert durch eine gesonderte Spermaspindel, die Vierteilung fraglich, weil hier nicht alle vier Pole durch chromatinhaltige Spindeln zu einem Viereck verbunden sind, was bekanntlich auf die Furchenbildung von großem Einfluß ist. Noch kurz sei auch das Vorkommen des kleinen Hakens gestreift. Wir haben es auf Grund der Beobachtungen

an Bastardeiern $\frac{Strong. ♂}{Ech. ♀}$ als wahrscheinlich bezeichnet. daß das unpaare bei *Echinus* in einem Teil der Eier als »Hufeisen« entwickelte Element sich aus dem Eikern ableitet. Das unpaare hakenförmige Chromosom war in den Bastarden niemals zu finden. Schon dadurch wird seine Zugehörigkeit zum Eikern fast sicher bewiesen. Damit stehen nun die Untersuchungen an den dispermen Figuren in allerbestem Einklang. Wir haben unter den 17 dispermen Eiern keinen Fall mit mehr als einem Paar kleiner Haken gefunden, wie es nicht anders möglich ist, wenn derselbe aus dem Eikern stammt. Dagegen wäre wohl anzunehmen, daß, ginge der kleine Haken aus dem Spermakern hervor, unter den 17 dispermen Figuren auch einige mit zwei solchen Paaren wären, da aller Wahrscheinlichkeit nach auch Befruchtungen mit zwei Spermatozoen stattfinden müßten, welche beide dem Typus mit kleinem Haken angehörten. Hat auch dieser Befund keine absolute Beweiskraft, da er nur negativ ist, so spricht er doch durchaus zugunsten der von uns bei Gelegenheit der Bastarde vertretenen Anschauung, und es sind demnach unter den Eiern zwei hinsichtlich des in Rede stehenden Elements verschiedene Typen zu unterscheiden. Die Gesamtzahl der Chromosomen läßt sich aus den 17 in Tabelle VIII zusammengestellten Tetrastern auf 108,4 berechnen, was der zu postulierenden Zahl 108 sehr nahekommt.

In Hinsicht auf die Beziehungen, welche sich zwischen den Dispermieversuchen Boveris und den hier mitgeteilten Beobachtungen ziehen lassen, ist folgendes hervorzuheben.

Unsre Mitteilungen zeigen, daß die Theorie einer qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen, welche von Boveri auf physiologischem Wege, ohne Rücksicht auf die Gestalt der einzelnen Chromosomen geführt wurde, durch den Nachweis konstanter morphologischer Verschiedenheiten einzelner Chromosomen bis zu einem gewissen Grade bestätigt wird (vgl. Driesch 1905). Es war möglich, zwar nicht für jedes, aber immerhin für einige Chromosomen bestimmte Formen nachzuweisen.

Bei *Echinus* wurde in jedem Vorkern unter den 18 Chromosomen als besonders charakterisiert gefunden:

ein langes hakenförmiges Element,
ein kurzes hufeisenförmiges Element,
ein langes stäbchenförmiges Element.

Bei *Strongylocentrotus* wurde gefunden:

ein langes hakenförmiges Element.

Mir scheint danach, besonders in Hinsicht auf *Echinus*, unser morphologischer Befund für ein einmaliges Vorkommen jeder Chromosomenart zu sprechen.

Bei beiden Species konnte für die nicht an ihrer Form unterscheidbaren Chromosomen eine bestimmte Reihe von Längenstufen festgestellt werden, welche sich in jedem Ei in ungefähr gleicher Weise wiederholt, so daß wir wohl annehmen dürfen, daß innerhalb eines geringen Spielraums jedes stäbchenförmige Chromosoma seine bestimmte Länge besitzt, wie das direkt für die der Form nach charakterisierten Elemente nachweisbar war.

Die Worte SUTTONS, welche den Chromosomen von *Brachystola magna* gelten, können ebenso treffend hier angwendet werden: »It is a priori improbable, that the constant morphological differences we have seen should exist except by virtue of more fundamental differences of which they are an expression« (1902, S. 36). Wir haben hier im vollsten Sinn des Wortes »a morphological complement to the beautiful experimental researches of BOVERI« (ib. S. 37).

Nach BOVERI liegt die Ursache für die pathologische Entwicklung der dispermen Eier darin, daß die Sphären der mehrpoligen Figur unrichtige Kombinationen der Chromosomen und damit unrichtige Qualitätenkombinationen erhalten. Es erhalten nicht alle Pole sämtliche Qualitäten. »Die Durchschnittszahl einer jeden primären Blastomere ist für die dispermen Dreier 36, für die Vierer 27. Die Kernverhältnisse der dispermen Larven haben nun gelehrt, daß die tatsächliche Verteilung von diesem Mittel erheblich abweichen kann« (1907, S. 156). Unsre Tabelle VIII bestätigt diese Beobachtungen durchaus. Die von BOVERI ausgeführten (1907, S. 149 ff.; 1905 a, S. 8) Nachahmungen der bei den Tetrastern stattfindenden Verteilungsweise der Chromosomen führten zu Ergebnissen, welche mit einzelnen unsrer Fälle nahe übereinstimmen. Durchschnittlich aber ist die Verteilung in der Nachahmung gleichmäßiger wie in der Natur, wie dies von BOVERI auch hervorgehoben wurde. Die ersten vier von ihm angestellten Viererversuche (Nachahmung) ergaben als maximale Chromosomenzahl eines Poles: 33, als minimale: 21 (1907, S. 156), während unsre Tabelle VIII, (Nr. 2) als Maximum 39, als Minimum 16 aufweist, wenn die beiden Fälle, deren Furchung ungewiß ist, ausgeschaltet werden.

Was die Verteilung der durch die Form charakterisierten Elemente anbelangt, so können wir den von ihm postulierten Verteilungsweisen unsre in Fig. 15—22 dargestellte Reihe von dispermen Tetrastern durchaus zur Seite stellen. Setzen wir für das von ihm angenommene Chromosoma a unser langes hakenförmige Element ein, so ist in Hinsicht auf die Verteilung dieses Chromosoms auf die Blastomeren gleich zu setzen:

Boveris Fig. XXXIV a_2 unsrer Textfig. 16,
» » XXXIV b_2 » » 21,
» » XXXIV d_2 » » 23.

Boveri hat bei seinen Nachahmungen nur Tetraster ohne Diagonalspindel angenommen, bemerkt aber (1907, S. 156), daß »in der Natur neben diesen Figuren recht häufig, vielleicht sogar häufiger, auch solche mit einer diagonalen Spindel .... vorkommen«. In der Tat sind unter unsern Figuren eine große Zahl von Tetrastern mit diagonaler Spindel vorhanden, die sich jedoch prinzipiell ganz gleich verhalten wie die andern.

Wir haben Tetraster, in denen jeder Pol mindestens einen Haken erhält, welche also in bezug auf dieses einzelne Chromosoma als normal zu gelten haben, und wir haben andre, bei denen einzelne Pole keinen Haken erhalten. Nach Boveri (1907) bietet eine große Chromatinmenge in einer Blastomere noch nicht sichere Gewähr für eine normale Entwicklung des aus ihr hervorgehenden Larvenbezirks. Damit harmoniert, daß öfter ein Pol mit vielen Chromosomen keinen Haken erhalten hat, also in dieser Beziehung als anormal anzusehen ist, während ein andrer Pol mit weniger Chromosomen ein oder mehrere hakenförmige Elemente besitzt (Textfig. 23).

Boveri hat am Schluß seiner Arbeit darauf hingewiesen, daß, wenn sich aus gesunden, dispermen Plutei Seeigel züchten lassen, diese vielleicht zum Teil zwitterig sein könnten. Diese Vermutung dürfte sich auf Grund meiner Befunde als noch wahrscheinlicher bezeichnen lassen. Es ist oben erörtert worden, daß es nach Analogie mit den Verhältnissen der Insekten naheliegt, an eine Beziehung der unpaaren, nur in manchen Eikernen enthaltenen Chromosomen zur Geschlechtsbestimmung zu denken. Nehmen wir an: Jedes *Strongylocentrotus*-Ei mit kurzem Haken werde zu einem weiblichen Tier, jedes ohne kurzen Haken zum Männchen. Da nun in einem dispermen Keim sehr oft Blastomeren mit und solche ohne

kurzen Haken entstehen, und wenn wir annehmen, die für die Geschlechtsorgane bestimmten Zellen stammen zum Teil von dieser, zum Teil von jener Blastomere ab, so müßten sie zum Teil Hoden, zum Teil Ovarien liefern. In der Tat hat GADD (1907) bei *Strongylocentrotus drocbachiensis* einen Fall von Hermaphroditismus beobachtet und festgestellt, »daß eine Gonade männlich und die übrigen — weiblich waren« (S. 635).

Zusammenfassend dürfen wir wohl sagen, daß keines der Postulate, auf Grund deren BOVERI die pathologische Entwicklung der dispermen Eier aus einer qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen erklärt, mit den mitgeteilten Beobachtungen in Widerspruch steht, daß vielmehr die morphologischen Befunde, soweit sie reichen, den Forderungen dieser Theorie aufs genaueste entsprechen.

Zusammenfassung.

1. In den Furchungsspindeln von *Echinus* und *Strongylocentrotus* sind 36 Chromosomen von verschiedener Länge enthalten. Sie lassen sich in eine bei beiden Species ähnliche Reihe von Längenstufen einordnen, welche sich bei jedem Ei ungefähr in gleicher Weise wiederholt. Jedes Element hat danach eine bestimmte typische Länge. Die Dicke ist bei allen ungefähr dieselbe.
2. Neben den stäbchenförmigen Elementen kommen bei den Spindeln in Metaphase in beiden Species stets zwei besonders lange, an dem nach dem Pol gewendeten Ende hakenförmig umgebogene Elemente vor: »lange Hakenchromosomen«. Sie konnten bei *Strongylocentrotus* in allen Furchungsschritten bis zum 16zelligen Keim in gleicher Form, Zahl und ungefähr gleicher Größe nachgewiesen werden.
3. Außer diesen Übereinstimmungen bestehen zwischen beiden Species folgende Unterschiede:

   Echinus besitzt unter den stäbchenförmigen Chromosomen stets zwei von besonderer, etwa das Maß der Haken erreichenden Länge. *Strongylocentrotus* besitzt keine solchen langen Stäbchen.

   Ferner enthält *Echinus* — wenigstens in vielen Eiern — zwei kleine hufeisenförmige Chromosomen. Alle die genannten paarigen Elemente von *Echinus* finden sich sowohl im ersten als auch im zweiten Furchungsstadium in gleicher Form, Zahl und Größe.

4. Spermakernspindeln und Eikernspindeln besitzen 18 Chromosomen. Unter diesen ist bei *Strongylocentrotus* stets nur ein langer Haken, bei *Echinus* außerdem ein langes Stäbchenchromosoma und — in vielen Eiern — ein Hufeisenelement. In Hinsicht auf diese Elemente sind die Spindeln beider Vorkerne einander gleich.

   Aus diesen Befunden muß geschlossen werden, daß von den in den normalen Furchungsspindeln paarigen Chromosomenformen immer die eine väterlich, die andre mütterlich ist. Es ist höchstwahrscheinlich, daß für die nicht unterscheidbaren stäbchenförmigen Elemente ein Gleiches gilt.

5. Die Haken- und Hufeisenform wird dadurch bedingt, daß sich die Radien an einen mittleren Bereich und nicht wie gewöhnlich an das Ende des Mutterchromosomas anheften. Sie entsteht erst beim Auseinanderweichen der Spalthälften infolge der Zugwirkung der Radien.

6. Neben den paarigen Elementen ist in jeder Species ein unpaares Chromosoma vorhanden, welches nur bei einem Teil der Eier auftritt.

   Dasselbe besitzt bei *Strongylocentrotus* die Form eines kurzen Hakens, bei *Echinus* die eines kleinen Hufeisens. In seinem Vorkommen ist es auf den Eikern beschränkt. Wir unterscheiden danach zweierlei Typen von Eiern: Solche mit und solche ohne unpaares Element. Die Chromosomenzahl ist in beiden Fällen 18. Danach müssen wir annehmen, daß das unpaare Chromosoma in dem Eitypus, wo es fehlt, durch ein stäbchenförmiges Element vertreten wird.

   Die Spermien — stets mit 18 Elementen — sind alle gleich.

   Es ist nach den Befunden bei Insekten nicht unwahrscheinlich, daß mit dieser Verschiedenheit der Eikerne die Bestimmung des Geschlechts zusammenhängt, welche somit beim Weibchen liegen würde. Wir können das unpaare Element und seinen Vertreter nach der für die Insekten eingeführten Terminologie als Idiochromosomen bezeichnen. Eier mit kleinem Haken oder hufeisenförmigem Idiochromosom werden zu Weibchen; Eier ohne dasselbe zu Männchen.

7. Bastarde *Strongylocentrotus* ♂ × *Echinus* ♀ enthalten, wie nach dem oben Gesagten zu erwarten, außer den beiden

langen Haken und den stäbchenförmigen Elementen ein oder zwei hufeisenförmige Chromosomen.

8. Bei *Echinus* ist nach dem sub 6 Gesagten das unpaare Hufeisenchromosoma von den beiden gleichgestalteten paarigen der Funktion nach verschieden. Wir kommen damit zu dem Schluß, daß Unterschiede in der Funktion der Chromosomen morphologisch nicht notwendigerweise zum Ausdruck kommen müssen. Um so mehr sind wir berechtigt, die stäbchenförmigen Chromosomen von verschiedener Länge als qualitativ verschieden anzusehen.

9. Im 2-Zellenstadium ist in beiden Spindeln die Stellung der Chromosomen in den Tochterplatten häufig ungefähr dieselbe. Wir schließen daraus auf eine ungefähr gleiche Stellung der Chromosomen bei Auflösung der Tochterkerne. Dadurch wird es wahrscheinlich, daß die gegenseitige Stellung der Chromosomen während der Kernruhe ungefähr erhalten bleibt.

10. In den mehrpoligen Figuren ist die Zahl der Hakenpaare stets gleich der Zahl der Vorkerne, welche den Chromosomenbestand der Figur geliefert haben.

    Also enthalten:

Monosperme Triaster	zwei	Paare	langer	Haken,
disperme »	drei	»	»	»
disperme Tetraster	drei	»	»	»

Von kleinen Haken wurde niemals mehr als ein Paar gefunden, entsprechend dem sub 6 erwähnten Resultat, daß derselbe nur dem Eikern zukommt.

Die Verteilung der Haken auf die Pole ist sehr verschieden. Sie entspricht den von Boveri (1907) aufgestellten Postulaten. Nach der ersten Teilung erscheinen in den Tochterblastomeren stets soviel Haken und soviel Chromosomen überhaupt, als in die Zelle eingegangen sind. Eine Regulation findet nicht statt.

Würzburg, Oktober 1908.

Literatur.

Baltzer. 1908a. Über mehrpolige Mitosen bei Seeigeleiern. Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg. N. F. Bd. XXXIX.

—— 1908b. Über die Größe und Form der Chromosomen bei Seeigeleiern. Verh. d. d. Zool. Ges. 1908.

Boveri, M. 1903. Über Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung. Jen. Zeitschr. für Nat. Wiss. Bd. XXXVII.

Boveri, Th. 1888a. Über partielle Befruchtung. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München. Bd. IV.

—— 1888b. Zellenstudien. Heft II. Jena.

—— 1889. Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München. Bd. V.

—— 1890. Zellenstudien. Heft III. Jena.

—— 1891. Befruchtung. Erg. d. Anat. u. Entw. Gesch. Bd. I.

—— 1895. Über die Befruchtung und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. Arch. f. Entw. Mech. Bd. II.

—— 1901. Zellenstudien. Heft IV. Jena.

—— 1903. Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg. Bd. XXXV.

—— 1904. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

—— 1905a. Über Doppelbefruchtung. Sitz.-Ber. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg.

—— 1905b. Zellenstudien. Heft V. Jena.

—— 1907. Zellenstudien. Heft VI. Jena.

Bryce. 1903. Maturation of the ovum in Echinus esculentus. Quarterly journ. of microsc. sc. New Ser. Vol. 46.

Driesch. 1892. Entwicklungsmechanische Studien. V. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. LV.

—— 1905. Die Entwicklungsphysiologie von 1902—1905. Erg. d. Anat. u. Entw. Gesch. Bd. XIV. 1904.

Erdmann. 1908. Experimentelle Untersuchung der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigelei. Arch. f. Zellforsch. Bd. II.

Fick. 1905. Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. für Anat. u. Entw. Gesch. Anat. Abt. Suppl. Jahrg. 1905.

—— 1907. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Erg. d. Anat. u. Entw. Gesch. Bd. XVI.

Fol. 1879. Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez les divers animaux. Mém. de la soc. de Phys. et d'hist. nat. de Genève. T. XXVI.

Gadd, 1907. Ein Fall von Hermaphroditismus bei dem Strongylocentrotus drœbachiensis. Zool. Anz. Bd. XXXI.

Godlewski. 1906. Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Arch. f. Entw. Mech. Bd. XX.

—— 1908. Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. Arch. f. Entw. Mech. Bd. XXVI.

HERLA. 1895. Étude des variations de la mitose chez l'Ascaride Mégalocéphale. Arch. de biologie. T. XIII.

HERTWIG, O. 1876. Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Teil I. Morphol. Jahrb. Bd. I.

HERTWIG, O. u. R. 1887. Über den Befruchtungs- nnd Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena.

HERTWIG, R. 1908. Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforschung. Bd. I.

MC CLUNG. 1905. The chromosome complex of Orthopteran spermatocytes. Biol. Bull. IX.

MOENKHAUS. 1904. The development of the hybrids between Fundulus heteroclitus and Menidia notata with especial reference to the behavior of the maternal and paternal chromatin. Americ. Journ. of Anat. Vol. III.

MONTGOMERY. 1900. The Spermatogenesis of Peripatus balfouri up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb. Bd. 14.

—— 1901. A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. Transact. of Americ. Philos. Soc. Vol. XX.

MORGAN. 1895. A study of variation of cleavage. Arch. f. Entwickl. Mech. Bd. II.

MURRAY. 1906. Zahl und Größenverhältnisse der Chromosomen bei Lepidosiren paradoxa. Anat. Anz. Bd. XXIX.

NUSSBAUM. 1902. Über Kern- und Zellteilung. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw. Gesch. Bd. 59.

RABL. 1885. Über Zellteilung. Morph. Jahrb. Bd. X.

ROSENBERG. 1904. Über die Tetradenteilung eines Drosera-Bastardes. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XXII.

SCHMIDT. 1904. Zur Kenntnis der Larvenentwicklung von Echinus microtuberculatus. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. XXXVI.

STEVENS. 1902. Experimental studies on eggs of Echinus microtuberculatus. Arch. f. Entw. Mech. Bd. XV.

SUTTON. 1900. The spermatogonial divisions in Brachystola magna. Bull. Univ. of Kansas. Vol. IX.

—— 1902. On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna. Biol. Bull. Vol. IV.

—— 1903. The chromosomes in heredity. Biol. Bull. Vol. IV.

TEICHMANN. 1903. Über Furchung befruchteter Seeigeleier ohne Beteiligung des Spermakerns. Jen. Zeitschr. f. Nat. Wiss. Bd. XXXVII.

WILSON. 1895. On atlas of the fertilization and karyokinesis of the ovum.

—— 1906. Studies on chromosomes III. Journ. of Exp. Zoology. Bd. 3.

ZOJA. 1895. Sulla independenza della cromatina paterna e materna nel nucleo delle cellule embrionali. Anat. Anz. Bd. XI.

ZUR STRASSEN. 1906. Die Geschichte der T-Riesen von Ascaris megalocephala als Grundlage zu einer Entwicklungsmechanik dieser Species. Zoologica. Heft 40.

Erklärung der Abbildungen.

Die Vergrößerung der Figuren 1—17 beträgt 3480, diejenige der Figuren 18—22 2730.

Jedes Teilbild (*a*, *b c* usw.) bezieht sich auf einen Schnitt des Präparates. Die langen Haken sind überall in Rot ganz ausgezeichnet. Der nnpaare kleine Haken von *Strongylocentrotus* ist in roten Umrissen angegeben. Die hufeisenförmigen Elemente von *Echinus* sind schwarz gezeichnet.

Tafel XXXVII.

Fig. 1a und b. Erste Furchungsspindel von *Strongylocentrotus lividus*, ohne kleinen Haken.

a enthält in der oberen Platte 20 Chromosomen,
» » unteren » 19 »
b » » » oberen » 14 »
» » unteren » 15 »

Bei Fig. 1a ist der zu den Chromosomen hinziehende Sektor der Sphären eingezeichnet.

Fig. 2a und b. Erste Furchungsspindel von *Echinus microtuberculatus*, mit drei hufeisenförmigen Elementen.

a. In beiden Platten 18 Chromosomen.
b. » » » 18 »

Fig. 3a und b. Wie Fig. 2, jedoch mit zwei hufeisenförmigen Elementen.

a. Obere Platte 22 Chromosomen.
Untere » 23 »
b. Obere » 14 »
Untere » 13 »

Fig. 4a—c. Spindel aus einem 2-Zellenstadium von *Strongylocentrotus*, ohne kleinen Haken.

a. In beiden Platten 10 Chromosomen.
b. Obere Platte 22 »
Untere » 20 »
c. Obere » 4 »
Untere » 6 »

Fig. 5a und b. Spindel aus einem 4-Zellenstadium von *Strongylocentrotus*, ohne kleinen Haken.

a. Obere Platte 21 Chromosomen.
Untere » 15 »
b. Obere » 15 »
Untere » 19 »

Fig. 6a und b. Spindel aus einem 8-Zellenstadium von *Strongylocentrotus*, ohne kleinen Haken.

a. Obere Platte 18 Chromosomen.
Untere » 22 »

In der unteren Platte sind die beiden links in der Mitte liegenden ganz knrzen Stäbchen als Abschnitte von längeren Chromosomen anzusehen.

b. Obere Platte 19 Chromosomen.
Untere » 15 »

Fig. 7a und b. Spindel aus einem 16-Zellenstadium von *Strongylocentrotus*, ohne kleinen Haken.

a. Obere Platte 19 Chromosomen.
Untere » 17 »
b. Obere » 19 »
Untere » 20 »

Fig. 8. Spindel aus einem 2-Zellenstadium von *Echinus*, mit zwei hufeisenförmigen Chromosomen. In beiden Platten 34 Elemente.

Fig. 9a. Chromosoma mit endständigem Radienansatz, vor der Spaltung. Aus einem Tetraster von *Strongylocentrotus* im Stadium der Äquatorialplatte. Liefert bei der Spaltung zwei stäbchenförmige Tochterchromosomen.

Fig. 9b. Chromosoma aus der nämlichen Figur wie 9a, jedoch mit mittelständigem Radienansatz. Liefert bei der Spaltung zwei hakenförmige Tochterelemente.

Fig. 9c. Folgestadium zu 9b aus einer ersten Furchungsspindel von *Strongylocentrotus*.

Fig. 10. Spaltungsfigur aus der Äquatorialplatte einer Furchungsspindel von *Echinus*. Es entstehen zwei hufeisenförmige Tochterelemente.

Fig. 11. Erste Furchungsspindel von *Strongylocentrotus*, mit kleinem Haken, aus drei Schnitten kombiniert;

in beiden Platten 36 Chromosomen.

Fig. 12a—d. Beide Spindeln eines 2-Zellenstadiums von *Strongylocentrotus*; mit kleinem Haken.

Fig. 12a und b. Spindel der einen Blastomere.
a. In beiden Platten 17 Chromosomen.
b. » » » 19 »

Fig. 12c und d. Spindel aus der andern Blastomere.
c. In beiden Platten 12 Chromosomen.
d. » » » 24 »

Tafel XXXVIII.

Fig. 13. Spermakernspindel aus einer Zucht von kernlosen Eifragmenten von *Echinus*; in beiden Platten 18 Chromosomen.

Fig. 14. Eikernspindel aus einer Zucht mit partieller Befruchtung; in beiden Platten 18 Chromosomen.

Fig. 15a und b. Spindel aus dem 8-Zellenstadium von *Strongylocentrotus*; mit kleinem Haken. Die Chromosomen sind dünner gezeichnet als in Wirklichkeit.

a. Obere Platte 24 Elemente.
Untere » 30 »
b. Obere » 12 » und zwei Abschnitte (auf der rechten Seite).
Untere » 5 »

Fig. 16a und b. Erste Furchungsspindel aus einer Bastardzucht. *Strongylocentrotus* ♂ × *Echinus* ♀; mit einem hufeisenförmigen Element.

a. Obere » 6 »
Untere » 5 »
b. Obere Platte 26 Chromosomen.
Untere » 29 »

Fig. 17a—c. Wie Fig. 16, jedoch mit zwei hufeisenförmigen Elementen.

a. Obere Platte 12 Chromosomen.
Untere » 10 »

b. Obere Platte 23 Chromosomen.
Untere » 20 »

c. Obere » 2 »
Untere » 7 »

Fig. 18. Dreipolige Figur von *Strongylocentrotus* mit den Chromosomen eines Spermakernes und eines Eikernes. Zwei Paare langer Haken. Außerdem ein Paar kleiner Haken. Ein zweites Spermium (Sp$_2$) ist an der Figur nur mit einer Sphäre beteiligt. Chromosomenzählung: 73 Elemente. Aus drei Schnitten kombiniert.

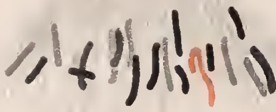
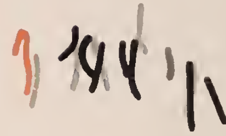
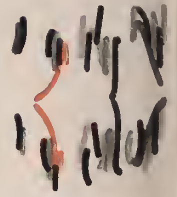
Fig. 19. Dispermer Triaster. Drei Hakenpaare. Ohne kleine Haken. Chromosomenzählung: 108 Elemente. Aus vier Schnitten kombiniert.

Fig. 20. Dispermer ebener Tetraster. Drei Paare langer Haken. Ohne kleine Haken. Chromosomenzählung: 108. Aus drei Schnitten kombiniert.

Fig. 21. Dispermer ebener Tetraster mit andrer Hakenverteilung als Fig. 20. Drei Paare langer Haken; ein Paar kurzer Haken. Chromosomenzählung: 109. Aus vier Schnitten kombiniert.

Fig. 22. Dispermer tetraedrischer Tetraster. Drei Sphären in der Zeichenebene. Der vierte Pol (24 Chr.) liegt tiefer. Drei Paar langer Haken, alle in einer Spindel. Ein Paar kurzer Haken. Chromosomenzählung: 107. (Es konnten nicht ganz alle eingezeichnet werden.) Aus fünf Schnitten kombiniert.



2a



1a



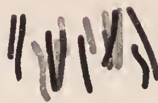
1b.




3a.



5a.



5b.



6a



6b.



a



b

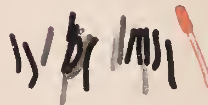


c

9.



10.



7a



7b

Baltzer gez.

Verlag von Wilh

2 b.

4 a

4 b

4 c

3 b

11.

12 d

8

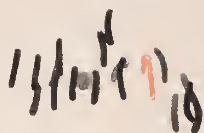
12 a.

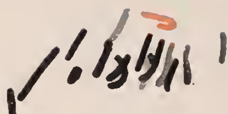
12 b

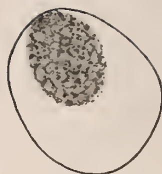
12 c

…ann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.







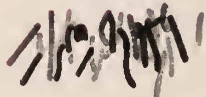




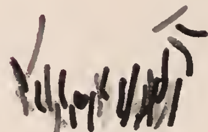
13.

14.

15 a.







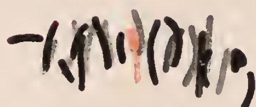


16 a.

16 b.

22.









17 a.

17 b.

17 c.



…mann in Leipzig
Lit. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

Referate.

Svante Arrhenius: Immunochemie. Anwendungen der physikalischen Chemie auf die Lehre von den physiologischen Antikörpern. Aus dem englischen Manuskript übersetzt von ALEXIS FINKELSTEIN. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft 1907.

In dieser, hauptsächlich gegen die Anschauungen der EHRLICH'schen Schule gerichteten Streitschrift, die aus seinen an der kalifornischen Universität zu Berkeley im Sommer 1904 gehaltenen Vorlesungen hervorgegangen ist, sucht der berühmte schwedische Forscher mit dem Glauben aufzuräumen, daß die in der Biochemie untersuchten Reaktionen Toxin-Antitoxin-Bindung sowie die Wirkungen spezifischer Hämolysine, Agglutinine und Präcipitine so außerordentlich kompliziert seien, daß eine Anwendung physikalisch-chemischer Untersuchungsmethoden und Berechnungen auf sie nicht angängig sei. Vielmehr zeigt er an zahlreichen Beispielen aus diesem Gebiete, daß es sich dabei um wirkliche chemische, nach stöchiometrischen Verhältnissen verlaufende und nicht katalytische Reaktionen handelt. Er verwirft die EHRLICH'sche Seitenkettentheorie, wenigstens soweit sie diejenigen Phänomene zu erklären sucht, die nach seiner Meinung der Bearbeitung durch den Chemiker schon jetzt zugänglich sind; mit den physiologischen Problemen der Immunstoff-Forschung Entstehung der Antikörper, Wesen der Spezifität beschäftigt er sich nicht, glaubt aber, daß sie keine befriedigende Lösung werden finden können, ehe nicht die einfachere chemische Seite aufgeklärt ist.

Robert Rössle München.

E. von DUNGERN und R. WERNER. Das Wesen der bösartigen Geschwülste. Eine biologische Studie. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft. 1907.

Jedem, der sich über den heutigen Stand der Krebsfrage unterrichten will, sei diese Studie sehr empfohlen, und zwar besonders deshalb, weil sie in selten vollständiger Weise und in ausgezeichneter Form jene Fülle von zellbiologischen, klinischen, pathologisch-anatomischen, histologischen, ätiologischen und statistischen Tatsachen und Problemen berührt, mit denen heute die Krebsfrage zusammenhängt. Die Verfasser begründen in eingehender Beweisführung ihre eigene Auffassung über das Wesen der bösartigen Wucherungen. Sie halten — dieses mit Recht — die dauernde Steigerung des Wachstums für die wesentlichste Erscheinung an den Geschwülsten und erkennen nur denjenigen Geschwulsttheorien eine Berechtigung zu, welche dieses gesteigerte Wachstum für eine Folge einer biologischen Veränderung der Zelle halten. Diese besteht nach ihrer Meinung

darin, daß die Zellen der bösartigen Geschwülste nicht etwa durch Erwerb neuer Eigenschaften, sondern durch Verlust von normal vorhandenen, nämlich das Wachstum hemmenden, in der Zelle gelegenen Vorrichtungen die Fähigkeit dauernder, schrankenloser Vermehrung erlangt haben. Sie leiten diese Ansicht aus den sehr interessanten Versuchen Werners über Erhöhung und Verminderung der Resistenz von Zellen gegenüber schädigenden und tödlichen Einflüssen ab; jedoch erscheinen dem Ref. die gezogenen Schlußfolgerungen nicht zwingend. Die Verfasser sind sich übrigens bewußt, daß sie mit diesen Erörterungen nur das zellbiologische Problem der dauernden Wucherung in Angriff genommen haben, nicht aber das ätiologische, welches das eigentlich centrale der ganzen Krebsforschung ist; jedoch glauben sie eher, daß die einmal ihrer Wachstumshemmungen beraubte Zelle durch alle möglichen Reize zur malignen Vermehrung veranlaßt werden kann. Ja, sie halten es sogar für möglich, daß ein solcher Schwund von Wachstumshemmungen an der Zelle stattfinden könnte, daß sogar physiologische Reize das krebsige Wachstum auslösen könnten. Der Mangel an Wachstumshemmungen könnte auf primärer schwacher Ausbildung solcher beruhen, könnte aber auch unter dem Einflusse gewisser Reize erworben werden, indem gerade die Wachstumshemmungen leicht eine Abnahme ihrer Restitutionsfähigkeit erkennen lassen sollen.

Robert Rössle (München).

M. Nowikoff. Über die Wirkung des Schilddrüsenextrakts und einiger andrer Organstoffe auf Ciliaten. In: Archiv f. Protistenk. Bd. XI, 1908, S. 309—325. 9 Textfig.

Die Absicht des Autors war, die auffallenden Wirkungen des Thyreoidins, Adrenalins und anderer Organstoffe auf den Körper in Vergleich zu setzen mit ihrer Einwirkung auf einzelne lebende Zellen. Es wurde Nebenniere, Hypophysis, Schilddrüse trockene Präparate von Merck in destilliertem Wasser gelöst und das Verhalten von *Paramaecium caudatum* in diesen und einigen andern Flüssigkeiten geprüft. Es zeigte sich zunächst bei Anwendung $^1/_2$—1%iger Lösung der genannten Präparate eine deutliche Unterschiedsempfindlichkeit (Loeb) der Infusorien, die also von der Substanz nicht chemotaktisch angezogen werden, aber, wenn sie zufällig aus der ursprünglichen Kulturflüssigkeit in die Lösung geraten sind, sie nicht mehr gegen jene vertauschen wollen. (avoiding reaction, Jennings.) Diese Erscheinung trat hier viel deutlicher ein wie bei einem Extrakt aus getrocknetem Muskelfleisch.

5%ige Lösungen der drei Organpräparate töten die Tiere nach einer kurzen Erregungsperiode rasch ab: dagegen stellen schwächere ($^1/_2$—1%) ein Medium dar, in dem sie unter sonst gleichen Bedingungen länger am Leben bleiben und sich viel ausgiebiger vermehren wie in der ursprünglichen Kulturflüssigkeit. (Heuinfusion.) Ganz besonders intensiv ist die Wirkung des Schilddrüsenextraktes, in dem sich die Zellen oft dreimal innerhalb 24 Stunden teilen. Die Lösung wirkt sicherlich zum Teil durch ihren Gehalt an Nahrungsstoffen; jedoch zeigt ein Vergleich mit Muskelfleisch- und Hühnereiweißextrakt, daß dies nicht der einzige wirksame Faktor sein kann: in der Eiweißlösung z. B. vermehren sich die Tiere verhältnismäßig rasch, wachsen aber zu einer Größe heran, die in Schilddrüsenlösung oder auch in der gewöhnlichen Kulturflüssigkeit nicht annähernd erreicht wird. Diese Tatsachen sprechen dafür, »daß die Schilddrüsen-

lösung nicht nur mit Nahrungsbestandteilen wie die Eiweißlösung reichlich versehen ist, sondern auch besondere Substanzen enthält, die der letzteren Lösung fehlen und die dem Stoffwechsel der Tiere eine besondere Energie verleihen.«

E. Neresheimer (Wien).

A. Guilliermond. Contribution à l'étude cytologique des bacilles endosporés. In: Archiv f. Protistenk. Bd. XII, 1908, S. 9—43. Taf. II—IV, 5 Textfig.

Verf. untersuchte hauptsächlich den *Bacillus radicosus* (Zimmermann) und *B. mycoides* (Flügge), daneben noch eine größere Anzahl anderer Bacillen unter verschiedenen Kulturbedingungen. Nach einem historischen Überblick über die verschiedenen Theorien bezüglich der Kernverhältnisse der Bakterien werden Wachstum, Teilung, Sporulation und die Veränderungen auf verschiedenen Nährböden beschrieben. Ein wirklicher Kern existiert bei keiner der untersuchten Formen, ebensowenig der von Bütschli für Schwefelbakterien beschriebene Centralkörper oder das von Swellengrebel für *B. maximus buccalis* beschriebene spiralig angeordnete Chromidium. Verf. schließt sich demnach mit einiger Reserve der Ansicht Schaudinn's an und meint, daß auch bei den von ihm untersuchten Formen Kernsubstanz und Zellplasma innig vermischt sind und daß bei der Bildung der Sporen der größte Teil der Kernsubstanz in diese mit aufgenommen wird; die Kernsubstanz der Bakterien ist in Form eines Chromidiums vorhanden. Die Formen, bei denen mehr oder weniger deutliche Kerne vorhanden sind, sucht der Autor aus der Reihe der eigentlichen Bakterien auszuscheiden. *Beggiatoa* und andere Schwefelbakterien werden den Cyanophyceen zugerechnet; das von Vejdovsky studierte *Bacterium gammari*, das einen typischen Kern mit mitotischer Teilung zeigt, den Hefepilzen. Bei den echten Bakterien sind die von verschiedenen Autoren beschriebenen Kerne auf Verwechslungen zurückzuführen, hauptsächlich mit der sich beim Beginne der Zellteilung sehr intensiv färbenden Anlage der Scheidewand. Diese Erscheinung ist auch bei den vom Autor studierten Formen sehr ausgeprägt.

E. Neresheimer (Wien).

P. Enriques. Die Conjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. II. Wiederconjugante und Hemisexe bei Chilodon. In: Archiv f. Protistenk. Bd. XII, 1908, S. 213—276. Taf. XVII, XVIII, 6 Textfig.

Verf. studierte die Conjugation von *Chilodon uncinatus*. Die beiden Gameten sind stets in charakteristischer Weise verschieden; Verf. unterscheidet rechte und linke, (bei Betrachtung von der Ventralseite das vordere Ende vom Beschauer abgekehrt.) Die rechten bleiben bei der Vereinigung der Cytostome unverändert, während beim linken der ganze Schlundapparat nach rechts hinüberwandert und auch Veränderungen in der Körperform eintreten.

Bei der ersten Teilung der Mikronuclei bilden sich aus einzelnen Körnchen vier Chromosome, die dann quer gespalten werden. In den Tochterkernen legen sich die Tochterchromosome je zwei und zwei aneinander (Dyaden); bei der folgenden (Reduktions-)Teilung scheint je eine Dyade an die Spindelpole zu wandern. Bei der dritten Teilung, in die meist nur die Haupt-, manchmal auch einige der Nebenspindeln eingehen, sind dann nur noch je zwei Chromosome vorhanden,

die sich wieder quer teilen. Die aus der Teilung der Hauptspindel resultierenden Spindeln sind unterdessen in die cytoplasmatische Verbindung der beiden Tiere gewandert und liegen ganz dicht nebeneinander; hierauf Vereinigung der Teile verschiedener Provenienz, wobei die Wanderkerne von den stationären nicht zu unterscheiden sind; Trennung der Conjuganten.

Im Tempo der folgenden Vorgänge ist gewöhnlich der rechte Gamet etwas voraus, woraus sich der Anschein ergeben soll, als entspräche der rechte dem ♀, der linke dem ♂. ! Der neue Mikronucleus (das Synkaryon) teilt sich bald; die Teilung verläuft etwas anders wie die Mikronucleusteilung bei der gewöhnlichen Zellteilung von Chilodon. Die Teilungsprodukte zeigen sich bald voneinander verschieden; eines wird zum Mikronucleus; das andere, das den neuen Makronucleus liefert, wird zunächst enorm groß, färbt sich bei Haematoxylin-Fuchsinfärbung rot, wird aber dann chromatinreicher und verwandelt sich in den echten funktionierenden Großkern. Der alte Großkern degeneriert und wird resorbiert; während dessen wächst auch das ganze Tier zu auffallender Größe heran. Bevor der alte Makronucleus vollständig verschwunden und der neue Kernapparat fertig ausgebildet ist, erfolgt keine Körperteilung.

Einige Tage nach dem Beginne der Conjugationsepidemie findet man manchmal conjugierende Tiere, von denen das eine oder beide Exconjuganten sind und noch den alten sowie den heranwachsenden neuen Großkern besitzen, also sich seit der vorigen Conjugation noch nicht wieder geteilt haben. Sehr selten ist der linke Gamet allein ein solcher Wiederconjugant, fast stets beide oder nur der rechte. Aus solchen Conjugationen resultieren also Individuen mit einem Großkern, zwei Kleinkernen und einem in Bildung begriffenen Großkern — sehr selten zwei sich bildenden Großkernen und einem Kleinkern.

Die bisher als Vorbedingung der Conjugation angenommenen Hunger-Teilungen sind also nicht notwendig!

Hierauf folgt eine längere Erörterung über das Verhalten von Mund, Schlund und Oesophagus während und nach der Conjugation, dann der biometrische Teil. »Während der Conjugation existieren zwei Kategorien von Gameten, die ungleich groß sind; dieselben fallen mit denjenigen zusammen, die bis jetzt als rechte und linke Gameten unterschieden wurden.« Und zwar sind, wie gesagt, die rechten größer. Jedoch »die linken Gameten sind nicht als solche präformiert, was die Größe betrifft. Ihre Kürze ist durch den Conjugationsvorgang verursacht. Unter den noch nicht conjugierten Gameten sind zwei für die Größe verschiedene Klassen gar nicht zu unterscheiden.« Die Messungen zeigen, daß tatsächlich während der Conjugation die linken Gameten beträchtlich kürzer werden und daß der Flächeninhalt der Ventralseite abnimmt; ob sie dafür dicker werden, war nicht festzustellen. Daß ihr Volumen tatsächlich abnimmt, beweisen vergleichende Messungen der Makronuclei (unter Voraussetzung einer konstanten Kernplasmarelation): die Großkerne der rechten Gameten sind um etwa 10% größer wie die der linken. Die Größenunterschiede sind zwar schon vor der Conjugation vorhanden; das zufällig größere Tier nimmt eben fast immer den Platz als rechter Gamet ein; »der Conjugationsakt bewirkt eine Zunahme des konstitutiven Unterschiedes der Gameten.« Aus der Tatsache, daß die Exconjuganten während der Bildung des Großkerns beträchtlich heranwachsen, erklärt Verf. sich, daß sie als Wiederconjugante fast stets rechts liegen. Unter 23 Paaren, in denen ein oder beide Gameten Wiederconjugante waren, fanden sich nur zwei mit einem normalen rechten und einem linken wiederconjuganten Tier; ein Resultat, das »natürlich« nicht zufällig sein kann (? bei einer so kleinen Zahl! Ref.)

Weitere Messungen und Berechnungen führen zu dem Resultat: »es existiert keine homogamische Korrelation während der ersten Tage der Epidemie, eine solche erscheint aber in den letzten Tagen, sie hängt — zum Teil gewiß, vielleicht auch vollständig — von den Wiederconjuganten ab.«

Die Tatsache, daß einerseits die zufällig größeren Gameten rechts, die kleineren links zu liegen kommen, daß sich aber andrerseits deutliche Unterschiede der Gameten während der Conjugation ergeben, läßt sich weder so erklären, daß die größeren Individuen von vorn herein zu rechten Gameten disponiert waren (denn wären sie mit einem größeren, anstatt mit einem kleineren Individuum zusammengetroffen, so wären sie eben linke geworden), noch läßt sich annehmen, daß bald der rechte, bald der linke Gamet ♂ bezw. ♀ wäre, sondern eine eigentliche sexuelle Differenzierung existiert eben bei Chilodon nicht. Verf. bezeichnet die Gameten als Hemisexe, den rechten als halbweiblich, den linken als halbmännlich. (! Diese Differenzierung ist erst eine Folge des Geschlechtsaktes. Phylogenetisch ist überhaupt die sexuelle Differenzierung nicht vor der oder für die Befruchtung entstanden, sondern infolge der Befruchtung, und zwar auf dem Wege über derartige Hemisexe, bei denen die allgemeine Variabilität infolge der Conjugation in einen Kategorienunterschied umgewandelt wurde. Hemisexe stellen ein Vorstadium der Sexualität vor. Verfasser unterscheidet demnach folgende »Hauptstadien der Phylogenie der Sexe«:

1. Isogamie. Befruchtung zwischen gleichwertigen Zellen, die sich auch infolge dieser Funktion nicht in zwei Kategorien trennen. Vermutlich bei manchen Infusorien und einfacheren Protistenformen.

2. Hemianisogamie. Befruchtung zwischen gleichwertigen Zellen, die infolge dieser Funktion sich in zwei Kategorien — Hemisexe — trennen. Chilodon, vermutlich auch andere Ciliaten.

3. Monoische Anisogamie. Befruchtung zwischen ungleichwertigen Zellen; das Resultat ist aber nicht sexuell differenziert. Vorticelliden, Hermaphroditen.

4. Dioische Anisogamie. Befruchtung zwischen ungleichwertigen Zellen; das Produkt wächst sich zu einem sexuell differenzierten Individuum aus. Gonochoristische Metazoen und Metaphyten.

Ref. glaubte die interessanten, obwohl vielfach unklaren und verworrenen Darlegungen des Verf. ausführlich wiedergeben zu sollen; um so kürzer mag die Besprechung des polemischen Teiles sein. Dieser richtet sich hauptsächlich gegen Popoff[1] als Verfechter R. Hertwig'scher Theorien. Die ganze Lehre von den Depressionen und von der physiologischen Degeneration wird bestritten. Die wellenförmige Kurve der Teilungsintensität, deren Täler nach Calkins, Hertwig, Popoff Depressionen bedeuten, ist nach Verf. hervorgerufen durch wechselnde Kulturbedingungen, wie Schwankungen der Temperatur, der Nahrungsmenge, der Bakterienwirkung usw. Popoff habe nicht einmal 100 Generationen von *Stylonichia* bis zum Aussterben der Kulturen erzielt, während man doch viel mehr erreichen könne ohne physiologischen Tod. »Wir kommen zu dem Schluß, daß die Versuche von Popoff keine neue Basis für die Degenerationstheorie gebracht haben; ein Schluß nur ist möglich: daß es nicht gerade schwer ist, wenn gewünscht, die Stylonichien abzutöten.« Dieser mehr temperamentvolle wie würdige Satz ist bezeichnend für den ganzen Ton der Polemik.

E. Neresheimer (Wien).

[1] Arch. f. Protistenk. Suppl. I. 1907.

M. Boissevain, Über Kernverhältnisse von *Actinosphaerium Eichhorni* bei fortgesetzter Kultur. In A. f. Pr. Bd. XIII, 1908. S. 167—194, Taf. X—XIII.

Aus einer lange gezüchteten und reichlich gefütterten *Actinosphaerium*-Kultur wurden die infolgedessen in einen Depressionszustand geratenen und mit einer unnormal hohen Kernzahl ausgerüsteten Tiere unter verschiedenen Temperaturen zur Encystierung gebracht, um den Einfluß der Temperaturen auf den Ablauf des Prozesses sowie das Größenverhältnis von Kern und Protoplasma zu studieren und eventuell die Frage zu entscheiden, ob alle Kerne eines Individuums gleichwertig sind.

Die Encystierung verläuft in der Wärme besser wie in der Kälte, da die übergroße Kernzahl hier leichter herabgesetzt wird, vielfach unter energischer Kernausstoßung. In der Kälte sterben die meisten Tiere wegen der Undurchführbarkeit dieses Ausgleiches ab; jedoch wird auch hier Verminderung der Kernmasse bei einem Teile der Individuen erreicht, und zwar durch Sequesterbildung, Chromidienbildung mit nachfolgender Umwandlung in Pigment, Kernverschmelzung und Fortdauer der Kernauflösung auch noch in den Primärcysten. Jedoch bleibt sowohl in der Wärme wie in der Kälte die Kernmasse relativ zu groß, so daß in beiden Fällen die Cysten zahlreicher und kleiner werden (besonders in der Kälte) wie bei normalen Tieren, jedoch bei normaler Kerngröße. Die Kernplasmarelation ist also zugunsten des Kerns verschoben. In einer später angesetzten Kultur, deren Tiere also noch länger wie die übrigen dem Einflusse der Überernährung ausgesetzt waren, war sogar, bei sehr geringer Größe der Cysten, die Kerngröße über den normalen Durchschnitt gesteigert, die Kernplasmarelation also noch mehr in demselben Sinne abgeändert. Die übermäßig hohe Zahl der Primärcysten spricht dafür, daß alle Kerne eines Tieres, wenn dieses verhindert wird, sie zu resorbieren oder auszustoßen, zu Cystenkernen werden können, d. h. daß alle Kerne eines Individuums gleichwertig sind.

E. Neresheimer (Wien).

W. Löwenthal, Notizen über *Opalina ranarum* nebst Bemerkungen über die Unterscheidung von Erythro- und Cyanochromatin. In A. f. P. Bd. XIII, 1908. S. 115—120. 1 Textfig.

Die beiden nach Neresheimer als Analoga der Richtungskörper zu deutenden chromatischen Körperchen, die den Geschlechtskernen von *Opalina* erst in Form von sichelförmigen Calotten aufsitzen, später als Kügelchen ins Plasma ausgestoßen werden, färben sich bei Behandlung mit Giemsalösung rein blau, während die im Kern befindlichen Chromatinteile sich rot färben. Mit Methylgrün-Essigsäure färben sich dagegen nur die Körperchen, der Kern nicht. Mit andern Kernfarbstoffen färben sich beide Gebilde gleichmäßig. Gegen Essigsäure und Ammoniak verhalten sie sich beide wie Chromatin.

Bei Balantidien aus dem Froschdarm und bei Ciliaten aus dem Wiederkäuermagen tingiert sich bei Giemsafärbung nur der Mikronucleus rot, der Makronucleus blau. Es scheint also, daß sich das Geschlechtschromatin als Erythrochromatin, das somatische als Cyanochromatin darstellt; ob aber die Färbung ein sicheres Kriterium liefert, bleibt noch dahingestellt: für *Opalina* würde die Hypothese stimmen, wenn man annimmt, die Ausstoßung der beiden Körperchen stelle eine Befreiung des Geschlechtskerns vom überschüssigen somatischen

Chromatin dar; daß die Sporetien bei *Opalina* (Neresheimer) Erythrochromatin sind, würde gleichfalls stimmen. Die Chromidien von *Entamoeba buccalis* sind Cyanochromatin, jedoch ist ihr weiteres Schicksal noch nicht bekannt.

E. Neresheimer (Wien).

W. Lebedew, Über *Trachelocerca phoenicopterus* Cohn, ein marines Infusor. In A. f. P. Bd. XIII. 1908. S. 70—114. Taf. VII, VIII. 7 Textfig.

Das langgestreckte Tier besitzt Myoneme nach Art derer von *Stentor* und *Spirostomum*, die aber nicht in den für *Stentor* beschriebenen Kanälen verlaufen. Häufig sieht man eine zweite Art von Fibrillen, die den Myonemen parallel verlaufen und möglicherweise den von Neresheimer entdeckten, später von O. Schröder nicht wiedergefundenen Neurophanen von *Stentor* und *Spirostomum* entsprechen. Trichocysten sind nicht bestimmt nachzuweisen.

Verf. unterscheidet nach den Kernverhältnissen dreierlei Formen: A mit einem Kern, B vielkernig, die Kerne in einer oder zwei Reihen angeordnet, C die nach Gruber kernlosen Formen, deren zahlreiche Kerne eine ganz abweichende Struktur zeigen.

Bei den A-Formen besteht der einzige Kern aus einer homogenen oder vakuolisierten Grundsubstanz; das Chromatin ist in Form feiner Körnchen in das Stroma eingebettet. Ein Mikronucleus fehlt. In solchen Kernen bildet sich eine Anzahl von Blasen, die schließlich zu einem locker zusammenhängenden morulaähnlichen Haufen vereinigt im Plasma liegen, dann auseinanderweichen und als selbständige Kerne sich zu einer oder zwei Reihen ordnen. (Form B.) Meist entstehen durch diesen Modus der Kernvermehrung 4—20 Kerne, die sich aber mit dem Wachstum des Tieres auf 60—80 vermehren können. Auch bei den B-Formen ist keine kleinkernähnliche Bildung zu entdecken; der Bau der Kerne ist wie bei A. Die Vermehrung der Kerne erfolgt durch einfachen Zerfall in zwei meist ungleich große Blasen. Die chromatischen Körnchen in diesen Kernen vermehren sich wahrscheinlich durch Zweiteilung; man sieht sie häufig durch schwächer färbbare Fäden verbunden.

Bei weiterer Zucht dieser Formen erfolgt eine starke Chromatinvermehrung und hierauf Ausstoßung von Chromatin aus seinem Verbande mit der Nucleolarsubstanz, worauf es sich gewöhnlich als stark färbbare Kappe an der Peripherie des Kerns ansammelt. Währenddessen zerfällt meist der Kern in zwei größere und zwei kleinere Kerne, deren jeder selbständig seine Chromatinkappe erhält. Diese werden dann ausgestoßen und schließen sich zwischen den vier Großkernen jeder Gruppe zu zwei chromatischen Körperchen an, die die Mikronuclei darstellen. Die Conjugation, die nicht lückenlos verfolgt werden konnte, trat auch hier in großem Maßstabe bei einer längere Zeit stark gefütterten, dann in Nahrungsmangel geratenen Kultur ein. Die Kerne sammeln sich während dieses Vorganges in jedem Tiere etwa in der Mitte der Zelle in einem Haufen an; die Großkerne degenerieren und werden resorbiert; die Mikronuclei, die sich auch durch Teilung noch vermehrt haben, gleichfalls zum größten Teil, da die Karyogamie schließlich nur zwischen zwei Geschlechtskernen stattfindet. Aus dem Befruchtungskern bilden sich eigenartige Spindeln mit vielen punktförmigen Chromosomen. Aus ihnen geht wahrscheinlich später eine große Anzahl von

Spindeln hervor. Bei Tieren der Gruppen A. und B. finden sich auch Degenerationserscheinungen, bei denen im Kern Krystalle entstehen.

Die Tiere der C-Gruppe besitzen eine große Menge kleiner bläschenförmiger Kerne, deren Chromatin verschieden, jedoch meist polar verteilt ist. Ihre Teilung ist nicht mitotisch, zeigt aber Spindelform. Bei diesen Tieren spielen sich Degenerations- und Resorptionserscheinungen an den Kernen ab, und schließlich finden sich in solchen Kulturen nur noch auffallend kleine A-Formen. Verf. deutet diese Erscheinungen als Anzeichen eines Generationswechsels, bei dem die Bildung der vielen Kerne der C-Formen der Schizogonie andrer Protozoen (mit unterdrückter Zellteilung) entspräche. Die Bildung der Mikronuclei entspricht der von Neresheimer für *Ichthyophthirius* beschriebenen, geht aber langsamer und klarer in ihren einzelnen Phasen verfolgbar vor sich und schlägt vielleicht eine Brücke zu dem Modus der Geschlechtskernbildung bei *Opalina*.

E. Neresheimer (Wien).

Th. Moroff, Die bei den Cephalopoden vorkommenden *Aggregata*-Arten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkerns. In A. f. P. Bd. XI, 1908. S. 1—224. Taf. I—XI. 74 Textfig.

Aus dieser umfang- und inhaltreichen Arbeit, die neben dem für den Protozoenforscher Interessanten auch viel cytologisch Wichtiges enthält, können hier selbstverständlich nur die Hauptpunkte summarisch hervorgehoben werden. Betreffs aller Details muß auf das Original verwiesen werden. Verf. hat die im Cephalopodendarm sich abspielende geschlechtliche Vermehrung studiert, während der in den Krabben verlaufende ungeschlechtliche Teil des Entwicklungszyklus in der weiter unten zu besprechenden Arbeit von Léger und Duboscq behandelt ist.

Die jungen Parasiten zeigen einen auffallend großen Kern mit rundem Karyosom, das aus einer schwach färbbaren (plastinreichen) Innenschicht und einer chromatinreichen Rindenschicht besteht. Im Verlaufe des Wachstums wird der Kern immer stärker färbbar durch Auswanderung von Chromatin aus dem Karyosom, das seinerseits immer größer wird und gegen Ende des Wachstums der Zelle reichlich die Hälfte des riesig groß gewordenen Kerns einnimmt und schlangenartig aufgewunden erscheint. (*A. legeri*.) (Auf die Differenzen im Verhalten der verschiedenen *Aggregata*-Arten kann hier natürlich nicht eingegangen werden.) Die verdickte und durch Einfaltungen vergrößerte, stark färbbare Rindenschicht des Karyosoms gibt fortdauernd Chromatin in Form von Brocken, Körnchen und als gelöste Substanz in den Kern ab, aus dem es zum Teil in das Plasma übertritt und dessen starke Färbbarkeit bedingt. Hier wird es später in Reservestoffe umgewandelt.

Bei Beginn der Reifungserscheinungen der weiblichen Parasiten rückt der Kern an die Oberfläche, wobei die Ausscheidung von Chromatin aus dem Karyosom in Kern und Plasma fortdauert. Zwischen den Chromatinansammlungen im Kern verlaufen einzelne aus Plastin und Chromatin bestehende Fäden, die anscheinend aus nucleolenähnlichen Kugeln herauswachsen oder von diesen ernährt werden; sie stellen das Idiochromatin (Geschlechtschromatin) dar, das vom Kern der jungen Sporozoiten herstammt und bisher vom übrigen Chromatin nicht zu unterscheiden war, und sind den Chromosomen der ersten Richtungsspindel der Metazoeneier zu vergleichen. Der ganze übrige Kern samt dem Karysoom ist Trophochromatin.

Die Idiochromatinfäden wandern von allen Gegenden des Kerns her an einem Punkt der Kernoberfläche zusammen und verflechten sich hier unter gleichzeitiger Verkürzung zu einem »Haarwickel«ähnlichen Gebilde. Durch die Vereinigung mehrerer derartiger Fäden entstehen allmählich die einzelnen Chromosome der ersten Spindel (keine Kontinuität der Chromosome!). Während sich diese verkürzen, bildet sich die erste Anlage der Spindel durch Entstehung achromatischer Fäden aus gestreckten Wabenzügen. Sie ordnen sich zu einem Kegel, dessen Spitze über die Peripherie der Zelle vorspringt (da Kern- und Zelloberfläche sich hier berühren); an ihrer Basis liegen die Chromosome. Hierauf spaltet sich der Kegel an seiner Spitze, so daß zwei Kegel entstehen, die beide über die Oberfläche vorragen und nun auseinanderrücken, so daß die Fasern sich verlängern. Zugleich entstehen aus dem achromatischen Gerüst des Kerns neue Fasern, die nach allen Richtungen in den Kern ausstrahlen, später, nach der gleich zu behandelnden Zerstörung des Kerns, verlaufen sie im Plasma und werden durch rein protoplasmatische Fasern ergänzt. Ein Centrosom oder Centriol findet sich bei *A. legeri* nicht, während bei andern Arten sehr deutliche Centriole zur Ausbildung kommen. Bei der Spaltung der Kegelspitze werden die Fasern der Länge nach gespalten.

Unterdessen hat das enorm vergrößerte Karyosom begonnen, sich zurückzubilden. Sein Chromatin tritt in den Kern über, vielfach sieht man es durch Poren sich in Form von schlierenden Fäden in den Kern ergießen, der von Chromatin völlig erfüllt wird und seinerseits große Mengen an das Plasma abgibt. Dabei läßt sich oft beobachten, daß die aus dem Karyosom ausströmende Substanz sich erst acidophil, später basophil färbt; Verf. schließt daraus auf nahe Beziehungen zwischen Nucleolarsubstanz (Plastin) und Chromatin, die vielleicht isomere oder polymere Verbindungen sind. Beide entstehen im Karyosom als Umwandlungsprodukte einer und derselben Substanz; eine geht leicht in die andre über.

Im weiteren Verlaufe dieses Prozesses zerbröckelt das Karyosom völlig, die Trümmer werden meist ins Plasma ausgestoßen. Der Kern selbst wird durch eindringende Plasmazüge zerklüftet, dann in einzelne Teile zerlegt und völlig aufgelöst, so daß nur die Spindel übrigbleibt, um die sich dann ein neuer Kern in Gestalt einer leichten Zone differenziert. Außer den Chromosomen enthält er keine weiteren Chromatinbestandteile. Die weiteren Kernteilungen erfolgen wie die erste; d. h. die nach außen vorspringenden Spindelspitzen spalten sich und rücken auseinander, während die Basen verbunden bleiben; der Kern wird sternförmig. Bei manchen Arten werden keine deutlichen Chromosomen gebildet, bei andern sind es deutliche Fäden, die der Länge nach gespalten werden. Erst spät trennen sich die inzwischen zahlreich gewordenen Kerne ganz voneinander und liegen an der Oberfläche der Parasiten, die sich stark faltet (Perlenstadium). Die mit je einer kleinen Plasmapartie sich abschnürenden Kerne stellen die Makrogameten dar. Eine Chromosomenreduktion konnte im Verlaufe dieser Teilungen nicht festgestellt werden.

Bei den männlichen Parasiten, die erst bei Beginn der Reifungsprozesse von den weiblichen zu unterscheiden sind, bleibt der Kern wesentlich chromatinärmer. Das Idiochromatin sammelt sich an einem Punkte der Kernperipherie, wo diese an die Oberfläche der Zelle stößt, und differenziert sich zu chromosomenähnlichen Fäden, die an einem Punkte zusammenlaufen. Sie spalten sich an einem Ende und ziehen sich auseinander, so daß zwei neue Centren entstehen. Die proximalen Enden bleiben ungespalten und miteinander verbunden.

Die Fasern der Teilungspindel bestehen also aus den Chromosomen selbst. Durch Wiederholung des Prozesses werden die distalen Enden der Chromosomen immer wieder gespalten, doch verdicken sie sich immer wieder. Für dieses Wachstum werden sie ernährt durch eine Anzahl von nucleolenartigen Körpern, die durch Zerfall des Karyosoms entstehen; der Kern selbst wird ähnlich wie beim ♀ Tier zerklüftet und schließlich in einzelne Stücke zerteilt; sein ganzer Gehalt an Trophochromatin wird durch die erwähnten Nucleolen in Nahrung für den Aufbau der Chromosomen umgearbeitet. Bei andern Arten scheinen diese Nucleolen die Rolle von Nucleolo-Centrosomen zu spielen. In den fertigen, sehr langgestreckten Mikrogameten bildet der Kern eine sehr komplizierte Figur.

An Befruchtungsstadien kamen nur wenige, nicht ganz sicher deutbaer Bilder von Sporoblasten mit je zwei ungleichen Kernen zur Beobachtung. Bei der Sporozoitenbildung verlaufen die Kernteilungen je nach den verschiedenen Arten mitotisch oder direkt.

Im allgemeinen Teile zieht Verf. zunächst eine Parallele zwischen Coccidien und Gregarinen einerseits und den Metazoen andrerseits. Restkörper und Rachis bzw. Cytophor werden homologisiert.

Er versucht hierauf, eine einheitliche Auffassung von der Funktion der Kernbestandteile in der Zelle zu gewinnen. Daß es dabei nicht ohne Kühnheiten und Gewaltsamkeiten abgeht, zeigt die Behauptung, daß der *Aggregata*-Kern als ein Chromidium aufgefaßt werden könne, einfach deshalb, weil meist wegen seines übergroßen Chromatinreichtums ein Kernreticulum nicht darstellbar sei (!). Eine scharfe Trennung von Chromatin und Nucleolarsubstanz muß fallen gelassen werden. Das Karyosom — entsprechend den Nucleolen der Metazoen — ist die hauptsächlichste, wo nicht einzige Stätte der Bereitung von Trophochromatin. Dieses ist seinerseits das Material, aus dem, nach seiner Ausstoßung in den Zelleib, Sekrete, Muskel- und Nervensubstanz, Bindesubstanzen, Cystenhüllen, Skelette, ferner Dotter, Amylon, Paramylon, Guarnerische Körperchen usw. gebildet werden. Die Nucleolen, bzw. das Karyosom entspricht dem Makronucleus der Ciliaten, der als ein in viele kleine Körnchen zerfallener Nucleolus betrachtet werden kann.

Bei dem Infunktiontreten des Idiochromatins (Beginn der Reifungserscheinungen) wird das gesamte Trophochromatin ins Plasma ausgestoßen und in Reservenahrung umgearbeitet (Epuration nucléaire). Diese Ansicht von der trophischen Natur der Nucleolen widerspricht den vorliegenden Beobachtungen über die Bildung der Chromosomen der Richtungsspindeln aus den Nucleolen (Amphibien, Echinodermen); diese Angaben sollen auf Verwechslung mit chromosomenähnlichen aus dem Nucleolus austretenden Gebilden beruhen, die aber nicht in die Spindel eingehen. Nach eigenen Untersuchungen berichtet Verf., daß bei den Eiern von *Holothuria tubulosa* die Bildung der Chromosomen unabhängig vom Nucleolus vor sich gehe.

Der Kern der somatischen Zellen besteht ausschließlich aus Trophochromatin. das Idiochromatin, das sie von der Furchung her besitzen, ist völlig in Trophochromatin umgewandelt.

Verf. wendet sich nunmehr der Lehre R. Hertwigs von der Kernplasmarelation zu. Entsprechend seinem ganzen Standpunkte polemisiert er gegen die Anschauung, daß der Kern der funktionierenden Zelle auf Kosten des Plasmas wachse. Das funktionelle Wachstum findet nur während der Funktion (z. B. bei Drüsenzellen, Launoy) statt, geht aber sofort nach Aufhören der Funktion zurück.

Ähnlich verhält es sich mit dem Teilungswachstum des Kerns bei Ciliaten. Dieses hat nur den »Zweck«, Material zum Ersatz von Cytostom, Pellicula usw. aufzuspeichern. Verf. glaubt damit »die einzige ungezwungene, natürliche Erklärung« gegeben zu haben, vergißt aber ganz, daß ein »Zweck« überhaupt gar keine Erklärung ist. Überhaupt ist die ganze folgende Darlegung in Denk- und Ausdrucksweise derart teleologisch gehalten, daß sie erst in eine wissenschaftliche Sprache übersetzt werden müßte.

Die Kernvergrößerung bei überfütterten Actinosphaerien (Hertwig) ist eine durch ungünstige Zuchtbedingungen hervorgerufene krankhafte Erscheinung. Auch die Beobachtungen von Popoff an *Stylonichia* beziehen sich auf pathologische Erscheinungen, die zur Erklärung normal verlaufender Geschehnisse nicht herangezogen werden können; der pathologische Zustand der Tiere ergibt sich aus den gelappten Kernen. Gelappte Kerne bei andern (z. B. Drüsen-) Zellen sind der normale Ausdruck für die gesteigerte Funktion. Dann heißt es weiter: »Für die Protozoen (*Stylonichia* usw.) glaube ich den gelappten Kern ebenfalls als Ausdruck verstärkter Funktion deuten zu müssen, die eine Folge anormaler (pathologischer) Erscheinungen ist.« Setzt man in diesen Satz statt des Wortes »Folge« das Wort »Ursache«, so hat man Popoffs Ansicht.

Verf. wendet sich nun einem Vergleich zwischen Protozoenzelle und Geschlechtszelle zu und polemisiert gegen die Aufstellung Hertwigs, die Befruchtung trete im Gefolge lebhafter Funktion der Zellen auf und wirke selbst eher hemmend wie fördernd auf die folgenden Zellteilungen. — Bei dieser Gelegenheit wird auf *Opalina* hingewiesen, wo die Befruchtung nicht eine Folge einer lebhaften Funktion und Teilung sei (nach Neresheimer). Ref. hat aber die sehr lebhafte Zellteilungstätigkeit der Opalinen vor der Copulation ausführlich dargestellt. — Der Satz Hertwigs, daß die Befruchtung ursprünglich nichts mit der Vermehrung zu tun habe, wird dagegen bestätigt. Sie dient nur dazu, den durch die Funktion abgenützten somatischen Kern neu zu bilden. Neubildungen des trophischen Kerns (Makronucleus, Karyosom) aus dem Idiochromatin bei Protozoen werden der Parthenogenesis gleichgestellt.

Den Schluß bildet eine ausführliche Besprechung der Chromosomenfrage. Verf. kommt zu der Ansicht, daß die Centriole stets aus Trophochromatin bestehen und daß ihre Aufgabe ist, die Spindelfasern, die mechanische Arbeit zu leisten haben, zu ernähren. Das Centrosom oder die Sphäre ist vom Centriol produziertes und aus ihm ausgetretenes Chromatin. Das Centriol ist also ein modifizierter Nucleolus.

E. Neresheimer (Wien).

L. Léger u. O. Duboscq. L'évolution schizogonique de l'Aggregata (Eucoccidium) eberthi (Labbé). In: A. f. P. Bd. 12. 1908. S. 44 bis 108. Taf. V—VII. 9 Textfig.

Nach dem Ausschlüpfen im Krabbendarm durchwandern die Sporozoiten die Darmwand und setzen sich zwischen Splanchno- und Somatopleura fest, wo sie nun ohne weitere Bewegung ihre Wachstumsperiode durchmachen und sich mit einer Cystenhülle umgeben. Der Kern gerät sehr bald in die Mitte des Körpers und zeigt nun einen centralen Plastinnucleolus. Diesem gegenüber verdichtet sich an der Kernperipherie eine Chromatinmasse, die als karyosomatischer

Körper (»corps karyosomien«) bezeichnet wird. Dieser zieht in seinem weiteren Wachstum das ganze Chromatin des Kerns an sich und dringt dann in den Nucleolus ein, und zwar an einer bestimmten, noch lange kenntlichen Stelle, die als »Mikropyle« bezeichnet wird. Im Innern des umhüllenden Plastinnucleolus organisiert sich das eingedrungene Chromatin als eine Anzahl von Körnchen, verteilt auf einem achromatischen Reticulum. Die »Mikropyle« dient nun als Austrittsstelle für kleine Plastinkörnchen in den perinucleolären Raum des Kerns; später gelangen sie ins Plasma. Hierauf beginnt der Zerfall des enorm angewachsenen Karyosoms (wie man es seit der Chromatineinwanderung wohl zu nennen hat) in mehrere Teile, deren einige sich im Kernsaft auflösen. Währenddessen wandert der Kern an die Zelloberfläche und nimmt amöboide Form an. In ihm hat sich ein achromatisches Spirem gebildet, das sich zunächst mit Nucleolarsubstanz belädt und dadurch sichtbarer wird; dann tritt plötzlich aus dem schon in Auflösung begriffenen Karyosom ein langer gewundener Chromatinfaden aus, dessen Substanz offenbar von dem Spirem aufgenommen wird, so daß dieses nunmehr als chromatisches Spirem erscheint. Aus der Substanz des alten, im Plasma verschwindenden Kerns separiert sich jetzt ein lichter Bezirk um das Spirem herum, das sich wieder in ein achromatisches Netz mit chromatischen Einlagerungen umwandelt: ein neuer kleiner Kern hat sich gebildet. Nach einer Ruhepause erscheint ein Centrosom, es finden zwei unmittelbar aufeinanderfolgende mitotische Teilungen des Kerns statt, bei deren erster die Chromosome doppelt sind, d. h. aus zwei parallelen Fäden bestehen oder Uförmig gebogen sind.

An dieser Stelle schalten die Verf. eine Besprechung der bisher vorliegenden Literatur über den Gegenstand und eine Diskussion der Bedeutung der verschiedenen Kernbestandteile ein. Die Unterscheidung zwischen Nucleolarsubstanz und Chromatin schlechthin ist völlig ungenügend, da eins in das andre übergeht. Auch die Unterscheidung von Trophochromatin und Idiochromatin im Sinne Moroffs ist nicht haltbar. Bei der Kernteilung belädt sich das Idiochromatin mit Trophochromatin, das also auch auf die Tochterzellen vererbt wird. Die bisher beschriebenen Erscheinungen zeigen eine auffallende Ähnlichkeit mit den Vorgängen im Metazoenei vor und während der Reifung; zumal die doppelten Chromosome der ersten Teilung erinnern an eine Reduktionsteilung, die rasche Aufeinanderfolge beider Mitosen an die Reifeteilungen; andrerseits aber handelt es sich hier um die Schizogonie; die geschlechtlichen Vorgänge finden ja im Cephalopodendarm statt.

Nach der zweiten Kernteilung nehmen die Kerne eine Ruheform an; sie sind sehr chromatinarm, das Plasma enthält reichlich Chromidien. Bei den folgenden Teilungen dieser Kerne treten wieder die bisher unsichtbaren Centrosomen mit Centriol auf; die Chromosome sind fadenförmig und ungleich lang, vermutlich fünf; unter ihnen fällt ein besonders langes auf, das erst ganz zuletzt zerreißt; es ist in den folgenden Mitosen als »axiales Chromosom« immer wieder zu bemerken. Die Chromosome dieser aufeinanderfolgenden primitiven Karyokinesen werden durch Karyosome und auch durch die gleich jenen mehr und mehr schwindenden Chromidien ernährt. Die chromatinreicher gewordenen Kerne (mit einem deutlichen Centrosom) verteilen sich auf der Oberfläche der sich einfaltenden Zelle blastodermartig; später teilt sich der Zelleib in einzelne Portionen ab, deren Oberfläche von den künftigen Schizozoiten besetzt ist. Auf der Außenseite sitzt dem Kern ein kleiner Archoplasmakegel auf, dessen Spitze ein Centriol bildet; von diesem aus zieht ein Faden zum Kern. Der dem Restkörper zu-

gewandte Teil besteht aus Plasma; die sich ablösenden Schizozoiten sind länglich. Schon vor und während der Schizogonie sind größere (♀?) Tiere mit dünner, kleine (♂?) Tiere mit dicker Hülle zu unterscheiden.

E. Neresheimer (Wien).

Lillie, Ralph S., Momentary elevation of temperature as a mean of producing artificial parthenogenesis in starfish eggs and the condition of its action. Journ. of exper. Zoology. Vol. V. Nr. 3. March, 1908.

Anknüpfend an Versuche verschiedener Autoren und vor allem von Delage wird eine Reihe von Experimenten angestellt, um die Bedingungen für die Wirksamkeit der Temperaturerhöhung auf die künstliche Parthenogenese bei Seesternen genau festzustellen. Wie Delage so findet auch Lillie, daß nur bei einem ganz bestimmten frühen Stadium der Reifung die Wärmeeinwirkung von Erfolg begleitet ist, und zwar läßt sich dabei sowohl Membranbildung allein als auch Entwicklung mit Membranbildung erzielen.

Um Membranen hervorzurufen, können Temperaturen zwischen 33° und 40° angewandt werden. Die Zeit der Einwirkung fällt rapid mit der wachsenden Temperatur, so daß für 33° eine optimale Expositionszeit von 2 Minuten und für 40° eine solche von 5 Sekunden notwendig ist.

Ähnlich liegen die Verhältnisse für den Entwicklungsprozeß. Temperaturen von 35°—40° können angewendet werden, wobei sich die Einwirkungszeit innerhalb der angegebenen Temperaturgrenzen von 70 auf 20 Sekunden verkürzt. Der der Entwicklungserregung zugrunde liegende Prozeß wird also durch eine Temperaturerhöhung von 3° um das Dreifache beschleunigt. Die besten Resultate wurden mit 35° und 70 Sekunden langer Einwirkung erzielt und diese Prozedur nun an den Eiern in verschiedenen Stadien der Reifung angewandt. Dabei zeigt sich, daß die Erwärmung zu irgend einer Zeit zwischen der Auflösung der Kernmembran und der Abschnürung des ersten Richtungskörpers zur Entwicklung von normalen Larven führt. Innerhalb dieser Grenzen liegt ein optimales Stadium, das die Eier 40—45 Minuten (bei Zimmertemperatur) nach dem Auslaichen erreichen.

Wird vor der Auflösung der Kernmembran erwärmt, so wird die Reifung ganz unterdrückt, der Kern bleibt bis zum Tode unverändert.

Erwärmung nach Abschnürung des ersten Polkörpers führt höchstens zu unregelmäßiger Entwicklung. Nach der Abschnürung des zweiten Polkörpers hat die Erwärmung einen ausgesprochen schädigenden Einfluß, indem der mortale Prozeß, dem unbefruchtete Eier normalerweise erliegen, dadurch auffallend beschleunigt wird.

Das kritische Stadium für die Entwicklung durch Erwärmung ist also die Auflösung der Kernmembran. Mit Delage ist Autor der Meinung, daß gewisse Kernstoffe mit der Auflösung ins Plasma gelangen und dieses in einen besonderen, für die Wärmewirkung empfindlichen Zustand versetzen. Zur Stütze dieser Hypothese dient eine Reihe cytologischer Angaben zahlreicher Autoren (z. B. Conklin bei *Crepidula*), welche die Abgabe von Chromatin vom Kern ans Protoplasma in diesem Stadium beobachteten.

Autor zeigt dann in einer weiteren Versuchsreihe, daß ein Parallelismus besteht zwischen den Bedingungen der Parthenogenese und der Befruchtung. Auch

bei der Befruchtung ist für das Eindringen des Spermatozoon der Moment vor und während der Abschnürung des ersten Richtungskörpers das optimale Stadium, jedoch ist die Befruchtung in viel weiteren Grenzen erfolgreich als Parthenogenese.

Um herauszubringen, ob der Effekt der Erwärmung auf Beschleunigung von Oxydationsvorgängen beruht, prüft Autor nun nach, ob die momentweise Erwärmung auch in einem Medium Erfolg hat, in welchem Oxydationen überhaupt gehindert werden. Er benutzt hierzu nach der von Loeb angegebenen Methode sehr verdünnte $\left(\frac{N}{2000}\right)$ Zyankalilösung. Aus diesen Versuchen ergibt sich eine qualitativ und quantitativ bessere Ausbeute, wenn die Eier in der Zyankalilösung der höheren Temperatur ausgesetzt werden, als wenn dies im Seewasser geschieht; in einigen Fällen entwickeln sich mehr Eier als bei Befruchtung. Die besten Resultate wurden erzielt, wenn die Eier etwa 60 Minuten in KCN-Lösung blieben, hierauf in der Lösung 70 Sekunden lang auf 35° erwärmt und erst nach einer kurzen (10 Sekunden langen) Nachbehandlung mit KCN in Seewasser überführt wurden. Werden die Eier länger als angegeben in der Lösung belassen, so verschlechtert sich die Ausbeute.

Autor zieht daraus den Schluß, daß derjenige Prozeß, der die Entwicklung im Ei in Gang bringt, der Hauptsache nach ein anaerober (vielleicht ein hydrolytischer oder Reduktionsprozeß) sein müsse und kein Oxydationsprozeß.

Es besteht somit ein auffälliger Gegensatz zwischen den Bedingungen der künstlichen Parthenogenese beim Seestern und beim Seeigel, bei welch letzterem Loeb und nach ihm Delage die Notwendigkeit freien O für die Entwicklungserregung nachgewiesen haben. Die Resultate über die Bedingungen der künstlichen Parthenogenese lassen also eine Verallgemeinerung nicht zu.

H. Kupelwieser (München).

Delage, Yves, La parthénogénèse électrique. Arch. de Zool. expér. et gén. 4. sér. T. IX. 1908 (notes et revue, No. 2).

Verf. hat die Versuche in der Idee angestellt, daß in seinen früheren Experimenten über künstliche Parthenogenese beim Seeigelei (Arch. de Zool. expér. Vol. 7. No. 4) die entwicklungserregende Wirkung der sukzessiven Behandlung der Eier mit Säure oder Tannin und Alkali nicht auf den chemischen Eigenheiten der Jonen H+ und OH— beruhen möge, sondern allein auf deren elektrischen Ladungen.

Um dies zu prüfen, wurden den Eiern sukzessive verschiedene Ladungen erteilt, wozu folgende Versuchsanordnung diente: Die Eier befanden sich mit wenig Flüssigkeit, bestehend aus 40% dem Seewasser isotonischer Zuckerlösung + 40% isotonischer NaCl Lösung + 20% Seewasser, in einem flachen Gefäß, dessen Boden aus einer ganz dünnen Glimmerlamelle bestand. Die Außenseite der Glimmerplatte war, als äußere Belegung eines Kondensators, mit Stanniolpapier belegt, während die Schichte des Elektrolyten mit den Eiern im Innern des Gefäßes der inneren Belegung entsprach. Die Pole einer Batterie wurden einerseits ins Wasser getaucht, andrerseits an das Stanniolpapier angelegt. Vermittelst zwischengeschalteter Kommutatoren konnte auf diese Weise den Eiern abwechselnd positive und negative Ladung erteilt werden. Elektrolyse sollte mit Hilfe dieser Versuchsanordnung ausgeschlossen sein.

Entsprechend der aufeinanderfolgenden Säure- und Alkalibehandlung wurde zuerst eine +Ladung, dann eine —Ladung erteilt. Nach der Behandlung wurden

die Eier in reines Seewasser überführt, worin sie sich mehr oder weniger regelmäßig zu teilen begannen und zu einem kleinen Prozentsatz (etwa 1% normal zu Larven entwickelten. Die besten Resultate wurden bei Anwendung von etwa 15 Volt (12 Leclanché-Elemente, und zwar eine halbe Stunde +, hierauf $1^1/_4$ Stunde — Elektrizität erhalten. Wenig gute Resultate konnten noch mit 30 und 3 Volt erzielt werden.

Anwendung von + oder — Elektrizität allein, ferner — Ladung vor der + gab nur Anfänge der Entwicklung. Durch periodischen Wechsel im Vorzeichen wurde kein Erfolg erzielt.

Wie oben angegeben, war es auch hier wie bei der Tannin- Ammoniak-Methode notwendig, die Eier der wirksamen Behandlung in einem Medium zu unterziehen, das, obwohl isosmotisch, zum kleinsten Teil Seewasser enthielt. Das normale Seewasser scheint für die Entwicklungserregung direkt hinderlich zu sein.

Zur Erklärung der Versuche, die übrigens noch nicht abgeschlossen sind, werden vermutungsweise einige Möglichkeiten ventiliert. Die Theorie, die Autor in seiner früheren Arbeit (l. c.) aufgestellt hat und von der ausgehend die Versuche unternommen worden sind, hat, wenn es sich nicht doch um ein zufälliges Zusammentreffen handelt, eine gewisse Stütze erfahren. Verf. hält es für möglich, daß die + Ladung, wie die Säure oder Tannin, gewisse negative Colloide des Eies niederschlägt und die Dottermembran bildet und daß die — Ladung wie Alkali durch Lösung positiver Colloide die Kernmembran verschwinden macht. Dagegen spricht aber die Tatsache, daß sowohl Membranabhebung wie Auflösung der Kernmembran erst im natürlichen Seewasser und nie während der betreffenden Behandlung vor sich gehen.

Ferner könnte die elektrische Ladung (wie vielleicht die übrigen chemischen Mittel zur Parthenogenese) durch Veränderung der Oberflächenspannung der Eier den dialytischen Austausch zwischen Ei und Medium beschleunigen. Dafür spricht die Besonderheit des Mediums. Durch den Austauch zwischen den Elektrolyten innerhalb und außerhalb des Eies könnte im Ei ein bestimmtes, für die natürliche Parthenogenese notwendiges Verhältnis zwischen Elektrolyt und den Eicolloiden geschaffen werden.

Schließlich könnten, da die Glimmerlamelle nicht absolut dicht ist, doch sehr schwache Ströme und damit alle möglichen Wirkungen der Elektrolyse resultieren, so z. B. ein Wechsel der Azidität und Alkalinität in der Umgebung der Eier je nach der Stromrichtung.

Die Versuche sollen fortgesetzt werden.

Aus einer Reihe von Experimenten über Parthenogenese mit negativen Resultaten soll noch hervorgehoben werden, daß Delage mit der jüngst an Seesterneiern von R. Lillie (1908, s. vorhergehendes Refer.) angewandten Methode an Seeigeleiern keinen Erfolg erzielte (was ja nach Lillies Ausführungen von vornherein zu erwarten war). KCN verbessert die Bedingungen bei diesen Eiern nicht, sondern wirkt wie ein schwaches Gift. Autor zweifelt daran, daß die Wirkung des KCN überhaupt auf einer Verhinderung von Oxydationen beruht, ohne seine Ansicht weiter zu begründen.

Als Resultat seiner Aufzuchtversuche teilt Delage mit, daß die parthenogenetischen Seeigel vom vorigen Jahre sich vollkommen normal weiterentwickelt haben. Der größte mißt ohne Stacheln 18 mm im Durchmesser. Neuere Aufzuchtversuche geben gute Resultate. Parthenogenetische Seesterne (CO_2-Verfahren) und Seeigel (Tannin-Ammoniak) haben ihre Larvenperiode durchlaufen und sich festgesetzt. **H. Kupelwieser** (München).

Warburg, Otto. Beobachtungen über die Oxydationsprozesse im Seeigelei. Hoppe-Seilers Zeitschrift für physiol. Chem. Bd. LVII, Heft 1 u. 2. 1908.

Es wird der Sauerstoffverbrauch von unbefruchteten und befruchteten Eiern von *Arbacia pustulosa* bestimmt. Ein Quantum Eier wird mit Wasser von bekanntem O-Gehalt in eine Versuchsflasche von bekanntem Inhalt gebracht und nach Ablauf einer bestimmten Zeit der O-Gehalt nach der Winklerschen Methode gemessen. Während des Versuches befindet sich die Flasche im Thermostaten und wird darin zum Zwecke der gleichmäßigen Sauerstoffverteilung fortwährend bewegt. Der verbrauchte Sauerstoff wird nicht auf die Zahl der verwendeten Eier, sondern auf ihren nach Kjeldahl bestimmten Stickstoffgehalt bezogen. Besondere Vorsicht wird darauf verwendet, Verunreinigungen durch Sperma und Bakterien hintanzuhalten. Die Experimente sind ferner so angestellt, daß der Sauerstoffdruck auf einer Höhe bleibt, in der normale Absorption stattfindet.

Mit dieser Methode wurde gefunden, daß befruchtete Eier 6—7mal soviel Sauerstoff verbrauchen als unbefruchtete, ein Resultat, das mit Loebs Angaben über die verschiedene Empfindlichkeit unbefruchteter und befruchteter Eier gegen Sauerstoffmangel im Einklang steht. Interessant ist ferner die Feststellung, daß der O-Verbrauch nicht proportional der Vermehrung der Kernsubstanz wächst. In zwei Parallelversuchen werden in der gleichen Zeit in einem Fall (Übergang vom 8- zum 16-Zellstadium) 8 neue Kerne, im andern (Übergang vom 32- zum 64-Zellstad.) 32 neue Kerne gebildet. »Würde die Hauptmenge des Sauerstoffs zu dem Prozeß des Kernwachstums gebraucht, so müßte die ‚Atmung' des 32-Zellstadiums die des 8-Zellstadiums um das 3fache übertreffen«. In Wirklichkeit aber verhält sich der O-Verbrauch in den beiden Fällen nicht wie 1:4, sondern wie 4,2 : 6,8.

Verf. hat weiter die Furchung befruchteter Eier nach Loebs Methode durch Erhöhung der Konzentration des Seewassers (in Neapel 1 gr. NaCL : 100 ccm Seewasser) zeitweilig sistieren können und hat in zwei Versuchen bei sistierter Furchung, wie bei normal fortschreitender, nur unwesentlich verschiedenen Sauerstoffverbrauch gefunden. Dieses Resultat erhält eine Einschränkung dadurch, daß sich eine der beiden Kulturen nach sistierter Furchung nicht normal weiterentwickelte.

In einem weiteren Abschnitt wird die Atmung der Eizelle mit der der Samenzelle verglichen. Der O-Verbrauch wird auf gezählte Ei- und Samenzellen bezogen. Dabei ergibt sich, daß die Eizelle 500 (± 100) mal so stark atmet als die Samenzelle, ein Resultat, das insofern bedeutungsvoll ist, als beide Zellen bei gleichen Kernsubstanzmengen ganz verschiedene Plasmamengen besitzen.

In einer weiteren Reihe von Versuchen werden die Oxydationsvorgänge im unbefruchteten Ei bei veränderten äußeren Bedingungen der Beobachtung unterzogen. Dabei ist vor allem die Konstatierung wertvoll, daß durch Erhöhung des osmotischen Druckes des umgebenden Mediums die Oxydationsvorgänge im unbefruchteten Ei eine bedeutende Beschleunigung erfahren. Durch Einbringung der unbefruchteten Eier in hypertonische Lösungen kann der O-Verbrauch bis auf das Zehnfache gesteigert werden. Dieses Resultat steht im Einklang mit den Beobachtungen Loebs über die Notwendigkeit des freien Sauerstoffs für die entwicklungserregende Wirkung der hypertonischen Lösungen. Verf. fand auch eine Steigerung des O-Verbrauchs im normalen Seewasser, wenn die Eier vorher mit hypotonischem Seewasser behandelt waren.

Schließlich vergleicht Verf. die Atmung unbefruchteter Eier bei verschiedenen Temperaturen (allerdings nur in zwei Versuchen), woraus sich der Temperaturkoeffizient chemischer Reaktionen ergibt: Bei Temperaturzunahme von 10° erfährt der O-Verbrauch eine Steigerung um mehr als das Zweifache.

H. Kupelwieser (München).

Yatsu, N. Some experiments on cell-division in the egg of Cerebratulus lacteus. Annotationes Zoologicae Japonenses Vol. VI. part. 4, 1908.

1. Eifragmente, vom *Cerebratulus*-Ei im Stadium der Anaphase abgeschnitten, zeigen eine gewisse Theilungstendenz, auch wenn sie weder Kern noch Strahlung enthalten. In drei Fällen wurde völlige Durchschnürung gefunden.

2. Wird im Stadium der Ana- oder Telophase ein Stück Cytoplasma durch einen zur Furchungsebene parallelen Schnitt abgetrennt, so teilt sich das Ei in der Folge in zwei ungleich große Blastomeren, ein Beweis dafür, daß die Teilungsebene in den späteren Kernteilungsphasen schon definitiv festgelegt ist. (Vier beobachtete Fälle.)

3. Wird in einem sich zur Teilung anschickenden Ei (Anaphase) eine Polstrahlung verletzt oder sogar ein Centrosom völlig abgeschnitten, so ist das Ei trotzdem noch imstande, sich normal zu teilen (fünf Fälle). Diese Beobachtung stimmt mit einer Angabe Boveris (1903) überein.

4. Durch Pressung von Eiern in späteren Kernteilungsphasen kann erreicht werden, daß sich eines der Strahlungscentren von der Spindel losreißt. Die Teilungsfurche schneidet dann unabhängig von der Stellung des losgelösten Centrums im Mittelpunkte der Spindel senkrecht zu dieser ein. (Zwei Fälle.)

5. Furchen können unter abnormen Umständen wie bei *Petromyzon* und den Coelenteraten einseitig einschneiden. (Zwei Fälle.)

6. Durch Pressung wurde bei einem Ei im Stadium der Anaphase das eine Strahlungscentrum von der zugehörigen Tochterplatte losgelöst. Der Tochterkern wurde in der Folge unabhängig von der weitabliegenden Strahlung gebildet.

H. Kupelwieser (München).

Yatsu, N. A note on the adaptive significance of the sperm-head of Cerebratulus. Biol. Bull. Vol. XIII. No. 6. 1907.

Die Spermatide von *Cerebratulus lacteus* hat einen abgerundeten Kopf, der sich im Laufe der Entwicklung in eine lange, scharf zugespitzte Form transformiert. Ist das fertige Spermatozoon in das Ei, das bei dieser Form eine besonders derbe, doppelte Membran aufweist, eingedrungen, so verändert sich seine Form in regressiver Reihenfolge zum abgerundeten Vorkern.

Das Ei von *C. marginatus* hat, bei sonst gleicher Größe, diese derben Hüllen nicht, und das zugehörige Spermatozoon ist viel kleiner, kurz und stumpf. Den Unterschieden der beiden Spermatozoen nach Form und Größe liegen verschiedene Chromosomenzahlen zugrunde (18—19 und 16). Diese auffallende Verschiedenheit der Spermatozoenformen so nahe verwandter Tiere kann sich Autor nur als besondere Anpassung zum Durchbohren derber Hüllen erklären und er sieht in seinem Befunde eine Stütze für die (ja ziemlich verbreitete) Anschauung, daß mechanische Gründe die Spermatozoenformen bedingen.

H. Kupelwieser (München).

Fr. Meves. Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 72. p. 816—867. 4 Taf. 1908.

Meves konstatiert in allen Zellen junger Entenembryonen eine große Menge von Chondriosomen. Unter diesem Namen faßt er die Chondriomiten (Benda), d. h. Reihen von Mitochondrien, und die Chondriokonten (Meves 1907), d. h. einheitliche Stäbe und Fäden aus Mitochondriensubstanz, zusammen. Der Begriff Mitochondrialapparat vereint dann mit diesen Gebilden die nach seiner Ansicht homologen Netzapparate, Binnennetze usw. — Am ersten Tag der Bebrütung enthalten nun alle Zellen in gleicher Ausbildung sehr feine Chondriokonten. Zu Beginn des 2. Tages sind aus diesen teils dickere Fäden (mitunter mit einer lichten centralen Zone), teils Kugeln und Körner (Mitochondrien) geworden. Der 3. Tag gestaltet das mikroskopische Bild wieder einheitlicher: Die Mitochondrien werden wieder durch feine Fäden ersetzt. Bei der Teilung liegen alle diese Bildungen unregelmäßig im Plasma und werden ohne Beziehung zum Spindelapparat passiv verteilt. In der Folge bilden sie die Anlagesubstanz für die verschiedensten Faserstrukturen, so für Myofibrillen, Neurofibrillen, Neurogliafasern und Bindegewebsfasern. Jedoch stellt der Verf. eine eingehendere Schilderung dieser Differenzierungen erst in Aussicht. Er glaubt in den angedeuteten Strukturen die Filarmasse Flemmings wiedergefunden zu haben, wie dieser sie 1882 zuerst an Salamanderlarvenzellen beschrieben, und findet auch, wie es diese verlangt, daß die Grundsubstanz, in die die Fäden eingebettet sind, wenigstens bei diesen embryonalen Zellen völlig homogen ist. Da er weiterhin der Ansicht ist, daß die Altmannschen Granula »wahrscheinlich fast alle, soweit sie nicht Reagentienprodukte sind«, mit den Mitochondrien identisch sind, so erscheinen ihm diese beiden einander so schroff gegenüberstehenden Ansichten vom Bau des Protoplasmas einigermaßen versöhnbar.

Meves vertritt aber nicht nur eine so weite Verbreitung des Mitochondrienbegriffes, er schreibt ihm auch in der Folge eine prinzipielle Bedeutung zu. Die Mitochondrien werden zu den von vielen Theoretikern postulierten Vererbungsträgern des Protoplasmas. Nägelis alte Idioplasmatheorie und die modernen, bis zu einem gewissen Grade bestätigenden Erfahrungen der experimentellen Entwicklungsgeschichte werden für eine solche Kraft des Protoplasmas angeführt. In Anbetracht der großen Bedeutung, die eine solche Theorie für die junge Lehre vom Mitochondrialapparat, bzw. Chromidialapparat, besitzt, sei etwas näher auf ihre Berechtigung eingegangen. Drei Forderungen sind es, die O. Hertwig an eine Vererbungsmasse stellt. 1. Die Quantität der männlichen und weiblichen Erbmasse muß, da sie eine gleiche Summe Eigenschaften repräsentieren, die gleiche sein. 2. Die sich vermehrenden Erbmassen müssen während der Ontogenie in gleichem Maße auf alle Zellen verteilt werden. 3. Eine Summierung der Erbmasse muß verhütet werden. Wenn auch die moderne Cytologie, soweit sie auf dem Standpunkt der Doppelnatur des Chromatins steht, manchen dieser Punkte modifizieren müßte, so können wir die Sätze doch, zumal sie Meves selbst anerkennt, als Prüfstein benutzen. ad 1. Die Mitochondrien des Spermatozoons stehen, ganz abgesehen davon, daß sie meist zum Zweck der Lokomotion hochgradig differenziert sind, in keinem Verhältnis zu der ungeheuren Menge, die das Ei bereits besitzt. Auch die Annahme, daß der Überschuß auf der weiblichen Seite beseitigt und zur Dotterbildung aufgebraucht wird, hebt diese Schwierigkeit nicht auf, sondern postuliert genau genommen

die zweite Forderung, daß wir funktionelles und propagatorisches Mitochondrium trennen. Zudem kennen wir eine Reihe von Fällen, in denen die Mitochondrien in keiner Weise zum Aufbau des Spermatozoons verwendet werden. ad 2. Eine derart gleichmäßige Verteilung der Chondriosomen, wie wir sie von einer Vererbungssubstanz verlangen und wie die Chromosomen sie in der Tat repräsentieren, ist uns von Mitochondrien nirgends bekannt; Meves gibt dies zu und meint, daß die größeren hierbei entstehenden Ungleichheiten durch vermehrtes oder vermindertes Wachstum wieder ausgeglichen werden könnten, dabei vergißt er aber, daß er in den Chondriosomen Qualitäten lokalisiert hat, von denen man sich schwerlich vorstellen kann, daß sie durch quantitative Vermehrung ersetzt werden können. ad 3. Was schließlich das wichtige Moment der Verhütung der Summierung betrifft, so fällt zum mindesten beim Ei eine Verringerung durch besondere Teilungen weg. Meves muß zu der Ausflucht greifen, daß väterliche und mütterliche Chondriokonten im befruchteten Ei der Länge nach konjugieren, und zwar derart, daß hierbei eine Verdopplung des idioplasmatischen Systems auf irgend eine Weise verhindert wird, eine Möglichkeit, die schon Nägeli seiner Zeit ins Auge gefaßt hatte. Nun ist aber von einer Beteiligung der väterlichen Mitochondrien bei der Befruchtung, geschweige denn von einer Konjugation bis heute überhaupt nichts bekannt.

Und wie stellt sich die Mevessche Annahme zu dem experimentellen Nachweis, daß die Strukturen des Mitochondrialapparates unmittelbar von der Funktion abhängen? Der Verf. entkräftigt nirgends diese Hauptstütze der Theorie von trophochromatischer Natur der Chromidien, die wir auch auf diese Chondriosomen im Entenembryo anwenden möchten. Die lebhafte Funktion, die diese Theorie für solche Zellen verlangt, ergibt sich von selbst aus der raschen Verarbeitung des Dottermaterials und den heftigen organbildenden Prozessen.

P. Buchner (München).

S. Prowazek. Einfluß von Säurelösungen niedrigster Konzentration auf die Zell- und Kernteilung. Arch. f. Entwicklsmech. Bd. XXV. 4. Heft. 1908. S. 643—647.

Die Einwirkung überaus geringer Spuren von Salzsäure auf *Trypanosoma equinum* hatte unvollkommene Teilung des Plasmaleibes zur Folge. Unter Umständen wurde lediglich ein zweiter Randfaden abgeschnürt, der dann, solange er mit dem Blepharoplast zusammenhing, seine Beweglichkeit beibehielt. Eine Reihe von Übergängen führte aber daneben zu Teilungen, bei denen ein Tochterindividuum abgetrennt wurde, das zwar alle Bestandteile des Muttertieres besaß, das aber viel schmäler und lebhafter war. Diese Teilungsbehinderung durch die Säure wird auf eine Verdickung der Membran durch die Fällung der kolloidalen Lipoidsubstanzen (Lecithine), die in die Periplastmembran der Trypanosomen eingebettet sein sollen, zurückgeführt. Die dabei zutage tretende Unabhängigkeit zwischen dem Kernteilungsvorgang (Teilung des Kerns, des Karyosoms, des Blepharoplasts) und Teilung des Zelleibs erinnert den Verf. an Syncytienbildung und an die Entstehung von Riesenzellen. **P. Buchner** (München).

C. Artom. La maturazione, la fecondazione e i primi stadii di sviluppo dell' uovo dell' »Artemia salina« Lin. di Cagliari. Biologica. Vol. 1. Nr. 24. 1908. pag. 495—515. II Taf.

Es besteht bekanntlich noch keine einheitliche Auffassung der die parthenogenetische Entwicklung von *Artemia* einleitenden Vorgänge. Brauer und

Petrunkewitsch stehen einander gegenüber. Letzterer bestreitet mit großer Bestimmtheit das Vorkommen eines zweiten Richtungskörpers, den Brauer gelegentlich beobachtete und in einem Teil der Fälle regelrecht ausstoßen, in andern wie ein Spermatozoon mit dem Vorkern wieder verschmelzen läßt. Mußte es schon bisher wahrscheinlich erscheinen, daß je nach den Bedingungen alle drei Möglichkeiten verwirklicht werden, so macht dies die vorliegende Untersuchung Artoms noch wahrscheinlicher. Sie zeigt, daß die Artemien von *Cagliari*, die sich äußerlich in keiner Weise von den bisher untersuchten (salina) von *Capodistria* und *Odessa* stammenden unterscheiden lassen, nur den vierten Teil der Chromosome der *Capodistria*-Tiere besitzen. Im Gegensatz zu diesen entwickeln sie sich auch stets auf geschlechtlichem Wege. Die Reifung und Befruchtung bietet nichts Besonderes. Es werden stets zwei Richtungskörper abgeschnürt und die Chromosomenzahl durch das Spermatozoon wiederhergestellt. Die erste Furchungsspindel zeigt väterliche und mütterliche Chromosomen scharf von einander getrennt. Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß diese eigentümliche Reduzierung der Zahl die Folge parthenogenetischer Generationen ohne Wiederherstellung der ursprünglichen Chromosomenzahl ist. Von großem Interesse wäre es, wenn es gelänge, Männchen von *Cagliari* mit Weibchen von *Capodistria* kopulieren zu lassen.

P. Buchner (München).

E. Giglio-Tos e L. Granata. I mitocondrî nelle cellule seminali maschili di *Pamphagus marmoratus* (Burm.). Biologica. Vol. II. Nr. 4. Torino 1908. pag. 1—116. 1 Taf.

Der Verf. untersuchte die Mitochondrien im Hoden von *Pamphagus* (*Orthoptera*) besonders in Hinblick auf ihre Verteilung. Im Gegensatz zu der im allgemeinen herrschenden Ansicht gelangt er hierbei zu der Überzeugung, daß diese nicht passiv, etwa wie die Dottermassen embryonaler Zellen, in die Tochterzellen gelangen, sondern daß ein Vorgang vorliegt, der an Wichtigkeit der Kernteilung nicht nachsteht (Chondriodierese). Wie dies auch sonst schon beschrieben wurde, ordnen sich die Mitochondrien, die während der Metaphase den Bereich der Zentralspindel ängstlich meiden, im Laufe der Anaphase zu Chondriomiten um, die den die Tochterchromosomen verbindenden Fasern eingelagert sind. Als solche machen sie die durch die Bildung der Zellplatte bedingte mediane Einschnürung mit, die schließlich zu einer völligen Durchtrennung der sich allmählich stark verdichtenden Chondriokonten führt. Wenn man die mannigfaltigen Formen, in denen der Chromidialapparat geteilt wird, überschaut, erscheint der Versuch des Autors, für eine aktive Teilung desselben einzutreten, durchaus gerechtfertigt. Keineswegs aber läßt sich die Annahme dieses einzigen Modus aufrecht erhalten, wie es Giglio-Tos gerne möchte, denn die Literatur bietet eine Reihe von Fällen, bei denen eine passive Verteilung außer Frage steht, und der Ref. ist der Meinung, daß in dieser Angelegenheit in erster Linie das noch ausstehende Studium der zweifellos vorhandenen Beziehungen zwischen Chromidialapparat und Centrosom zu einer einheitlichen Auffassung führen wird.

Die zweite Spermatocytenteilung modifiziert den geschilderten Modus der Teilung insofern, als hier in der Äquatorialplatte sich die Mitochondrien zu je zwei kompakten Chondriosomen verdichten, deren Habitus völlig dem der Chromosome gleicht, die aber, im Gegensatz zu diesen mit Benda gefärbt erscheinen. Giglio-Tos nennt diese merkwürdigen Gebilde auch geradezu »Dyaden«

und vermutet, daß in der Prophase der Spermatocyten erster Ordnung die Mitochondrien den Wert einer morphologisch allerdings nicht in die Erscheinung tretenden Tetrade besäßen. Der schließliche Nebenkern der Spermatozoen entspräche dann einer halben Chromosomendyade. Da die eigentliche Teilung dieser rätselhaften Mitochondriendyaden aber erst vor sich geht, nachdem sie völlig in Granulae zerfallen sind, wird die scheinbare Exaktheit der Teilung wieder hinfällig gemacht. Dies und mancher andre Grund, wie z. B. der, daß ein beliebiger Teil des Chromidiums bei der Samenbildung abgestreift werden kann, oder daß von einem entsprechenden Vorgang in der Ovogenese nicht die Rede sein kann, machen diese kühne Theorie der »Reduktion« der Mitochondrien zu einer recht unwahrscheinlichen.

Einen zweiten, umfangreichen Teil der Arbeit füllen die theoretischen Vorstellungen, die Giglio-Tos bereits 1900 (Les problèmes de la vie. I^e partie. La substance vivante et la cytodiérèse. Turin.) über die Struktur der Zelle und den Mechanismus ihrer Teilung niedergelegt hat. Es ist hier nicht der Raum, auf seinen Begriff der »biomori« einzugehen, die sich von vielen entsprechenden Begriffen, wie Granulae, Plastidule, Mikrosomen, dadurch unterscheiden, daß ihnen keine spezielle rätselhafte, das Leben erst ermöglichende Struktur zugeschrieben wird, sondern daß sie vielmehr eine Gruppe von Biomolekülen mit verschiedener Fähigkeit darstellen, die durch ihre chemische Affinität zusammengehalten, assimilieren und einzelne Moleküle und damit das ganze Biomer regenerieren können. Auf eine derartige Verdopplung der Biomere wird auch im letzten Grund die Teilung von Kern, Plasma und Mitochondrien zurückgeführt. Über den eigentlichen ursächlichen Faktor der Teilung wird aber damit wenig gesagt, und so klar auch die Schemata des Autors sind, der sich die Teilung als einen recht einfachen Vorgang denkt, sie entbehren allzusehr der tatsächlichen Grundlagen

P. Buchner (München).

G. Lefevre and C. Mc. Gill. The Chromosomes of *Anasa tristis* and *Anax junius*. Amer. Journ. of Anat. Vol. VII. Nr. 4. pag. 469—487.

Die beiden Verf. haben das vielumstrittene Objekt *Anasa* (*Hemiptera*) nachgeprüft und sind zu einer völligen Bestätigung der Wilsonschen Schilderung gelangt. In den Spermatogonien werden 21 Chromosomen gezählt, darunter ein akzessorisches, das in der zweiten Reifeteilung ungeteilt in eine Tochterzelle wandert. Die Ursache zu dieser Nachuntersuchung waren die gegenteiligen Schilderungen Paulmiers (99), der 22 Chromosome zählte, und insbesondere die Publikation von Miss Foot und Miss Strobell (07), die mit einer großen Reihe einwandfreier Mikrophotographien für die Zahl 22 eintraten und eine zweimalige etwas nachschleppende Teilung des fraglichen zweiwertigen Chromatinnucleolus beobachteten.

Nach der Meinung des Ref. wird dadurch die Richtigkeit der Foot-Strobellschen Ergebnisse in keiner Weise beeinträchtigt. Die Literatur bietet uns bereits solche Fälle, in denen das akzessorische Chromosom bald vorhanden ist, bald fehlt. De Sinéty hat bei *Forficula* nie ein akzessorisches Chromosom gesehen. Zweiger findet bei dem gleichen Objekt bald keines, bald eines, bald zwei. Auch daß diese Körper zweimal geteilt werden, ist kein allzu seltenes Vorkommen (*Forficula*, *Cybister*, *Sagitta* u. a. m.). Die vorliegende Polemik zwingt uns vielmehr, zusammengenommen mit diesen Tatsachen ein variables Auftreten

des akzessorischen Chromosoms anzunehmen, auch wenn damit die an dasselbe geknüpften Geschlechtsbestimmungstheorien hinfällig werden.

Der zweite Teil der Arbeit ist der Spermatogenese von *Anax* gewidmet und stellt eine Nachprüfung der Befunde Mc Gills (04) dar. Die Zahl 28 der Chromosomen in den Spermatogonien wird berichtigt auf 27 und in allen Stücken ein völliger Einklang hergestellt mit den Wilsonschen Typen, wie *Anasa* und *Protenor*, bei denen eine ungerade Zahl der Chromosomen gefunden wird und eine ungleiche Verteilung in einer Reifeteilung zu einem Dimorphismus der Spermatozoen führt. Auch in bezug auf deren geschlechtsbestimmende Funktion folgen die Autoren Wilson.

P. Buchner (München).

J. Arnold. Haben die Leberzellen Membranen und Binnennetze? Anat. Anz. Bd. 37. Nr. 9 u. 10. S. 257—260. 1908.

Arnold schließt sich auf Grund von Präparaten, die durch Jodkalimaceration gewonnen waren, den vereinzelten neueren Stimmen (Krause und Reinke) an, die für die Existenz einer Membran bei den Leberzellen eintreten. Mit dieser Annahme fällt für ihn die von intrazellulären Secret- und Gallenkapillaren. Diese werden vielmehr für verflüssigte Granulareihen, möglicherweise auch zum Teil für Spongiosabälkchen erklärt. Auch was als Trophospongien beschrieben wurde, soll in Wirklichkeit Räumen entsprechen, die auf diese Weise entstanden. Da der Verfasser der Ansicht ist, daß die Granulae und Granulakomplexe wohl den Mitochondrien entsprechen, steht er also bei der Deutung der Trophospongien auf dem Goldschmidtschen Standpunkt von der Homologisierung dieser Gebilde mit dem Chromidialapparat.

P. Buchner (München).

J. Arnold. Zur Morphologie des Knorpelglykogens und zur Struktur der Knorpelzellen. Virchows Arch. f. path. Anat. u. Phys. Bd. 194. S. 266—286. Taf. I. 1908.

Entgegen der herrschenden Ansicht, daß bei der Struktur der Knorpelzellen in den Fadenbildungen des Protoplasmas der wichtigste Bestandteil, d. h. der, an dem sich der Funktionswechsel abspielt, zu sehen ist, gelangt Arnold zur Erkenntnis, daß die Vorgänge der Assimilation, der Metathese und Synthese durch die Granulae, deren wechselnde Erscheinungsformen er beschreibt, vermittelt werden. In ihnen wird Glykogen und Fett umgesetzt. — Die basophilen Granulae, die als eine perizelluläre, zwischen Zelloberfläche und Zellkapsel liegende Substanz angesehen werden, sind von solchen intrazellulären Granulae abzuleiten. Ähnlich Meves sieht der Verf. in der Lehre vom funktionellen Strukturwechsel der Zelle die Möglichkeit, die Mitomlehre Flemmings und die Granulalehre Altmanns zu vereinen, indem Granulaarten, Fadenkörner, Fäden funktionellen Änderungen parallel laufende morphologische Umwandlungen ein und derselben Grundsubstanz darstellen.

P. Buchner (München).

E. Reichenow. Die Rückbildungserscheinungen am *Anuren*-Darm während der Metamorphose und ihre Bedeutung für die Zellforschung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 72, S. 671—718. Tafel I. 1908.

Die enorme Verkürzung des Spiraldarms der Kaulquappen wird, abgesehen von einer Verkürzung und von Ineinanderschieben der Muskelzellen, durch aus-

gedehnte Degenerationsprozesse erklärt. Die Rundzellen, die bisher für Gebilde gehalten wurden, die mit den Epithelzellen nichts zu tun haben (REUTER), stellen einzelne Stadien der Desorganisation der letzteren dar. Die dabei mannigfach auftretenden pyknotischen Kernformen und Zellverschmelzungen weisen große Ähnlichkeit auf, einerseits mit so manchen Gebilden, die als einzellige Parasiten (GUARNERIsche Körperchen, Entwicklungsstadien von Myxoboliden u. a. m.) in der Literatur niedergelegt sind, andrerseits mit Zellbildern aus Karzinomen, Ähnlichkeiten, wie sie schon einer Reihe andrer Autoren aufgefallen sind. Wegen dieser großen, wohl allgemein erkannten, aber noch immer nicht genügend beachteten Gefahr der Verwechslung stellen solche lückenlose Reihen von normalen Zelldegenerationen, wie sie der Verf. aufstellt, einen nicht zu unterschätzenden indirekten Beitrag zur Kenntnis der parasitischen Protozoen dar. — Wenn REICHENOW die häufigen gelappten Kerne auf Kosten einer Depression der betreffenden Zelle setzt, so tritt er damit zwar in Gegensatz zu REUTER, der am gleichen Objekt überall indirekte Kernteilungen sah, hat aber eine Reihe neuerer Autoren auf seiner Seite.

Schließlich werden noch — wir übergehen die Ergebnisse mehr anatomischer Natur — einige Beobachtungen über den Chromidialapparat der normalen Darmepithelzellen gemacht, für dessen experimentelle Untersuchung sich das Objekt offenbar gut eignet; es konnte durch Hunger und Überfütterung ein direkter Zusammenhang zwischen den Chromidien, die in der Mitte zwischen Kern und Randsaum liegen, und der verdauenden Funktion erwiesen werden, Resultate, die den GOLDSCHMIDTschen Experimenten mit *Ascaris* völlig entsprechen. Nach dieser Richtung verspricht der Verf. eine Fortführung seiner Untersuchung.

P. Buchner (München).

V. GRÉGOIRE. Les fondaments cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendélienne. Les chromosomes: individualité, réduction, structure. Annales de la Soc. r. Zoolog. de Belgique. Tome XLII. p. 267—320. 1908.

Der Vortrag stellt eine allerdings etwas persönlich gefärbte Darstellung der rein mikroskopischen Grundlagen der MENDELschen Gesetze dar. Man findet die bekannten, allzusehr verallgemeinernden Ansichten GRÉGOIRES über die Reifeteilungen (préréduction zytoténique), eine Verteidigung der Individualitätslehre, besonders der individuellen Persistenz der Chromosomen während der kritischen Wachstumsperiode des Eies, die Annahme einer Konjugation väterlicher und mütterlicher Chromosomen, die in der Reduktionsteilung wieder getrennt werden. Der Zerfall der Chromosomen in irgend welche Gebiete, die eine niedere Einheit darstellen, wird in Abrede gestellt, ebenso ein Austausch homologer Partikelchen in der heterotypischen Prophase.

P. Buchner (München).

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



ZWEITER BAND

ERSTES HEFT

MIT 12 TAFELN, 18 TEXTFIGUREN, 6 CURVEN
UND ZAHLREICHEN TABELLEN

AUSGEGEBEN AM 13. OKTOBER 1908

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1908

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Privatdozent Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt.

Den Herrn Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



ZWEITER BAND
ZWEITES HEFT
MIT 13 TAFELN UND 33 TEXTFIGUREN

AUSGEGEBEN AM 8. DEZEMBER 1908

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1908

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Privatdozent Dr. **R. Goldschmidt,** Zoologisches Institut, **München,** Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar M 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt.

Den Herrn Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 2. Heftes.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

Inhalt des 1. Heftes.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



ZWEITER BAND
DRITTES HEFT
MIT 11 TAFELN UND 25 TEXTFIGUREN

AUSGEGEBEN AM 30. MÄRZ 1909

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1909

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Privatdozent Dr. **R. Goldschmidt**, Zoologisches Institut, **München**, Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar ℳ 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt.

Den Herrn Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN



ZWEITER BAND
VIERTES HEFT
MIT 2 TAFELN, 42 TEXTFIGUREN UND 8 TABELLEN

AUSGEGEBEN AM 11. MAI 1909

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1909

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Privatdozent Dr. **R. Goldschmidt**, Zoologisches Institut, **München**, Alte Akademie zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar M 40.—* für den Druckbogen. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt.

Den Herrn Mitarbeitern werden 40 Sonderdrucke von ihren Abhandlungen und Aufsätzen unberechnet geliefert. Weitere Exemplare stehen auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten und unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind, zur Verfügung.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und ***druckfertig*** einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und sie müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besondern* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Die Korrekturbogen werden den Herren Verfassern von der Verlagsbuchhandlung regelmäßig zugeschickt, und es wird dringend um deren *sofortige Erledigung* und Rücksendung (ohne das Manuskript) an die Verlagsbuchhandlung gebeten. *Von etwaigen Änderungen des Aufenthalts oder vorübergehender Abwesenheit bittet man, die Redaktion oder die Verlagsbuchhandlung* ***sobald als möglich*** *in Kenntnis zu setzen. Bei säumiger Ausführung der Korrekturen hat der Verfasser es sich selbst zuzuschreiben, wenn seine Arbeit etwa für ein späteres Heft zurückgestellt werden muß.*

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 4. Heftes.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Inhalt des 3. Heftes.

Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmechanik der Organismen

herausgegeben von

Wilhelm Roux

Heft 1: **Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft.** Eine Ergänzung zu den Lehrbüchern der Entwickelungsgeschichte und Physiologie der Tiere. Nach einem Vortrag, gehalten in der ersten allgemeinen Sitzung der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Breslau am 19. September 1904 von Wilhelm Roux. Mit 2 Tafeln und 1 Textfigur. gr. 8. ℳ 5.—

Heft 2: **Über den chemischen Charakter des Befruchtungsvorganges** und seine Bedeutung für die Theorie der Lebenserscheinungen von Jacques Loeb. gr. 8. ℳ —.80

Heft 3: **Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme.** Nach Vorlesungen, gehalten an der Wiener Universität im Sommersemester 1907 von Hans Przibram. Mit 6 Figuren im Text. gr. 8. ℳ 2.40

Heft 4: **Über umkehrbare Entwickelungsprozesse und ihre Bedeutung für eine Theorie der Vererbung** von Eugen Schultz. gr. 8. ℳ 1.40

Heft 5: **Über die zeitlichen Eigenschaften der Entwicklungsvorgänge** von Wolfgang Ostwald. Mit 43 Figuren im Text und auf 11 Tafeln. gr. 8. ℳ 2.80

Heft 6: **Über chemische Beeinflussung der Organismen durch einander.** Vortrag, gehalten am 9. Dezember 1908 in der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle a. S. von Ernst Küster. gr. 8. ℳ 1.—

Heft 7: **Der Restitutionsreiz.** Rede zur Eröffnung der Sektion für experimentelle Zoologie des 7. internationalen Zoologenkongresses zu Boston von Hans Driesch. gr. 8. ℳ 1.—

Catalogus Dipterorum

hucusque descriptorum

auctore

Dr. C. Kertész

Volumen III

Stratiomyiidae, Erinnidae, Coenomyiidae,
Tabanidae, Pantophthalmidae, Rhagionidae

23 Bogen 8. Geheftet ℳ 18.—

Diesem Heft sind ein Verzeichnis über die im Jahre 1908 im Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig erschienenen Werke und Zeitschriften, eine Ankündigung über die Rivista di Scienza, sowie ein Aufruf zu einer Ehrengabe für Ernst Haeckel beigelegt.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

